Tome 74, fascicule 4, n° 33 — Décembre 1967

Vergleichend anatomische Untersuchungen über die Kleinhirn- und Vestibulariskerne der Vögel

VON

FRANZ RENGGLI

AUS FLÜHLI (LU)

Mit 9 Figuren im Text und 3 Tafeln ausser Text

INHALTSVERZEICHNIS

I. EINLEITUNG 703
Material und Methode 703

II. KLARSTELLUNG DER WICHTIGSTEN ARBEITEN ÜBER DIE KLEINHIRN- UND VESTIBULARISKERNE 704
1. Kleinhirnkerne 705
2. Vestibulariskerne 707
3. Eigene Nomenklatur 711

III. DARSTELLUNG DER KERNVERHÄLTNISSE BEI EINER HOCHDIFFERENZIERTEN FORM: *Turdus merula* 714
1. Kleinhirnkerne 714
2. Vestibulariskerne 724

IV. DARSTELLUNG DER KERNVERHÄLTNISSE BEI EINER NIEDERDIFFERENZIERTEN FORM: *Gallus domesticus* 729
1. Kleinhirnkerne 729
2. Vestibulariskerne 731
3. Zusammenfassung 735

V. ORDNUNGEN MIT GEFALTETEN KLEINHIRNKERNEN 735
1. Passeriformes 736
a) *Parus major* 736
b) *Corvus corone* 738
c) *Passer domesticus* 738

d) *Muscicapa striata* 739
e) *Delichon urbica* 739
f) *Zusammenfassung* 739

2. Psittaciformes 740
a) *Melopsittacus undulatus* 740
b) *Agaporni fischeri* 745
c) *Cacatua galerita* 746
d) *Zusammenfassung* 746

3. Piciformes 747
a) *Dendrocopos major* 747
b) *Jynx torquilla* 749
c) *Zusammenfassung* 749

VI. Ordnungen mit gefalteten und ungefalteten Kleinhirnkernen . . 750

1. Coraciformes 750
a) *Merops apiaster* 750
b) *Coracias garrulus* 752
c) *Upupa epops* 753

2. Apodiformes 753
a) *Amazilia tzacatl* 753
b) *Apus apus* 755

3. Falconiformes 756
a) *Falco subbuteo* 756
b) *Buteo buteo* 758

4. Zusammenfassung 758

VII. Ordnungen mit ungefalteten Kleinhirnkernen 759

1. Caprimulgiformes 759
2. Strigiformes 760
3. Cuculiformes 760
4. Columbiformes 761
5. Charadriiformes 761
6. Gruiformes 761
7. Galliformes 762
8. Anseriformes 762
9. Ciconiiformes 762
10. Phoenicopteriformes 762
11. Rheiformes 763
12. Sphenisciformes 763
13. Zusammenfassung 763

VIII. Ergebnisse und Diskussion 764

1. Anatomische Ergebnisse 764

2. Versuch einer Deutung 767
a) Diskussion der morphologischen Befunde 767
b) Funktionelle Deutung 770

Zusammenfassung 772
Summary 773
Résumé 775
Abkürzungsliste für Fig. 1—9 und Abb. 1—6 776
Literatur 777

I. EINLEITUNG

Im Vergleich mit dem Gehirn der Säuger, das innerhalb der Klasse eine starke strukturelle Variation aufweist, ist das Gehirn der Vögel ein eher konservatives Organ, d.h. bei allen Arten können ähnliche Kerne und Faserverbindungen wieder gefunden werden. STINGELIN weist 1965 nach, dass vor allem quantitative Unterschiede auftreten; eindrückliche Beispiele sind der Nucleus trigemini sensibilis der Bekassine oder die Hörkerne der Eulen.

Im Gegensatz zu den Kernen der Medulla oblongata sind jedoch in der Vestibularisregion der Vögel deutliche Unterschiede zwischen den verschiedenen Ordnungen zu finden. BARTELS hat dies 1925 erkannt und stellt fest, dass nicht nur die vestibulären, sondern auch die Kleinhirnkerne in ihrer Ausdifferenzierung sehr stark variieren. Doch bis heute blieb eine vergleichend anatomische Beschreibung der Kleinnirnkerne aus.

Meine ursprüngliche Absicht, vergleichend anatomische Untersuchungen nur an diesen durchzuführen, scheiterte am Problem, ob gewisse Kerne zum Kleinhirn oder zum Vestibularissystem gerechnet werden müssen. Durch meine Untersuchungen bin ich schliesslich zur Überzeugung gekommen, dass die Kleinhirnkerne nicht ohne genaue Kenntnisse der Vestibulariskerne verstanden werden können, da diese zwei Regionen in ihrer Differenzierung streng voneinander abhängig sind und zudem sich lagemässig überschneiden. Der Grund liegt wohl darin, dass das Cerebellum in der Evolution aus der Vestibularisregion hervorgegangen ist.

Ziel dieser Arbeit ist, die Variationen in der Ausdifferenzierung der Kleinhirn- und Vestibulariskerne aufzuweisen und gesicherte Homologien als Grundlage für eine Deutung festzustellen. Ferner setze ich mich im Kapitel II mit den Missverständnissen der bisher wichtigsten Arbeiten über diese Kernregionen auseinander. Die Ergebnisse sind in Tabelle I zusammengefasst, so dass dieser Abschnitt meiner Arbeit überschlagen werden kann.

MATERIAL UND METHODE

Für meine Untersuchungen stand mir foldgendes Material aus dem Zoologischen Garten Basel, der Vogelwarte Sempach und aus der Sammlung der Zoologischen Anstalt zur Verfügung (Systematik nach A. WETMORE, 1951):

Ordnung	Art
Passeriformes	*Turdus merula*
	Corvus corone
	Passer domesticus
	Muscicapa striata
Coraciformes	*Merops apiaster*
	Coracias garrulus
	Upupa epops
Apodiformes	*Amazilia tzacatl*
	Apus apus
Caprimulgiformes	*Caprimulgus europaeus*
Strigiformes	*Strix aluco*
	Asio otus
Cuculiformes	*Cuculus canorus*
Psittaciformes	*Melopsittacus undulatus*
	Agapornis fischeri
	Cacatua galerita
Columbiformes	*Columba domestica*
Charadriiformes	*Vanellus vanellus*
	Gallinago gallinago
	Glareola pratincola
	Parus major
	Delichon urbica
Piciformes	*Dendrocopos major*
	Jynx torquilla
Gruiformes	*Fulica cristata*
	Aramides cajanea
	Turnix sylvatica
Galliformes	*Gallus domesticus*
	Phasianus colchicus
	Coturnix coturnix
Falconiformes	*Falco subbuteo*
	Buteo buteo
Anseriformes	*Anas poecilorhyncha*
	Aix galericulata
Ciconiiformes	*Threskiornis aethiopica*
	Ixobrychus minutus
Phoenicopteriformes	*Phoenicopterus chilensis*
Rheiformes	*Rhea americana*
Sphenisciformes	*Spheniscus humboldti*

Die Schnittserien wurden mit einer Kombination von Albumosesilber und Kresylviolett gefärbt (Methode nach SENN, 1966). Ergänzend verwandte ich auch eine Markscheidenfärbung, nämlich die Kombination Luxol fast blue und Kresylviolett.

Das Modell der Nuclei cerebellares internus und intermedius von *Turdus* wurde folgendermassen konstruiert: Jeder Schnitt wurde auf Karton gezeichnet, masstäblich aufeinandergeklebt und schliesslich mit Gips eingestrichen (Abb. 1-6).

An dieser Stelle will ich klarstellen, dass ich gewisse Faserverbindungen des Kleinhirns und der Vestibularisregion nur untersuchte, um eindeutig Homologien feststellen zu können und ferner zum Verständnis der vorliegenden Literatur über diese Kerngebiete. Meine Untersuchungen über die Fasern erheben somit keinen Anspruch auf Vollständigkeit.

Die Arbeit entstand unter der Leitung von Prof. Dr. W. Stingelin. Für seine Anregungen und seine Hilfe möchte ich ihm herzlich danken.

II. KLARSTELLUNG DER WICHTIGSTEN ARBEITEN ÜBER DIE KLEINHIRN- UND VESTIBULARISKERNE

Versuchen wir uns an Hand des Standardwerkes von ARIENS KAPPERS, HUBER, CROSBY (1960) ein Bild über das Vestibularisgebiet und die Kleinhirnkerne zu machen, so sind wir nicht so sehr durch die Mannigfaltigkeit der Kerne

verwirrt, als vielmehr durch die uns vorerst unverständlich vielen nomenklatorischen Begriffe. Unser Bild hellt sich aber kaum auf, wenn wir in die Primärliteratur eindringen, im Gegenteil. Jeder Autor führt in seiner Arbeit neue Begriffe ein, die er mit der Nomenklatur früherer Autoren zur Deckung zu bringen sucht. Dass dadurch eine Reihe von Missverständnissen aufgetreten ist, hat folgenden Grund.

BARTELS untersuchte 1925 zehn verschiedene Arten, darunter drei *Passeriformes* und weist erhebliche Unterschiede in der Ausdifferenzierung des Vestibularisgebietes zwischen den einzelnen Ordnungen der Vögel auf, eine Tatsache, die auch für die Kleinhirnkerne zutreffen soll. Autoren, welche die BARTELS'schen Ergebnisse nicht berücksichtigten und nur eine oder zwei Arten untersuchten, mussten sich somit gegenseitig missverstehen.

In diesem Kapital will ich versuchen, die bisherigen Arbeiten über die Kleinhirn- und Vestibulariskerne möglichst klar einander gegenüberzustellen, um so die Missverständnisse in der Literatur etwas zu klären. Doch beschränke ich mich vorerst auf die Analyse der Singvogel-ähnlichen Kernverhältnisse; auf die Arbeiten über *Gallus* und ähnlich ausdifferenzierte Arten werde ich am Schluss des Kapitels IV etwas näher eingehen.

CAJAL schuf 1908 die Grundlage der Nomenklatur. Da seine etwas schematischen Zeichnungen aber nur richtig verstanden werden, wenn sie mit seinen präzisen Beschreibungen verglichen werden, will ich auf seine Arbeiten: *Los ganglios centrales del cerebelo de las aves* und *les ganglions terminaux du nerf acoustique des oiseaux* etwas genauer eingehen. Um eine bessere Übersicht zu erlangen, will ich die beiden Arbeiten getrennt betrachten und gleich anschliessend mit den Arbeiten anderer Autoren vergleichen.

1. KLEINHIRNKERNE

Cajal beschreibt im Mark des Cerebellums von *Passer domesticus* fünf Kerne. Zwischen den beiden stark gefalteten Ganglion interno und Foco intermediario liegt ein kleines Ganglion intercalar. Zwei ebenfalls kleine und ungefaltete Kerne, die beiden Focos lateral inferior und superior, liegen lateral ventral des Foco intermediario.

Das Ganglion interno, gleich Ganglion del techo befindet sich ganz medial am Kleinhirnventrikel. Seine Zellen bilden auf einem grossen Teil der Schnitte einen nach oben offenen Kreis. Im allgemeinen aber stellen sie einzelne Komplexe dar, welche durch weisse Substanz voneinader getrennt sind (Fig. 1: 182).

Lateral des Ganglion interno liegt der Foco intermediario, gleich Foco semilunar (Fig. 1: 182). Dieser Kern ist ebenfalls stark gefaltet. Verkleinert er

gegen caudal seinen Umfang, so weist er eine ventro-mediane Ausweitung auf, den Appendix falciforme. Dieser Appendix erstreckt sich bis an die Ventrikeloberfläche und nähert sich dem Ganglion interno.

Das Ganglion intercalar, gleich Foco de células pequeñas liegt zwischen den Focos interno und intermediario. Die Zellen des Ganglion intercalar sind eher klein und CAJAL stellt fest, es handle sich um einen Zellkomplex von später Entwicklung (:tardía evolución). Im Kapitel III *(Turdus merula)* werde ich nachweisen, dass dieses Ganglion intercalar einen noch nicht voll ausdifferenzierten Teil des Foco interno darstellt (CAJAL untersuchte die Kerne an einem frischgeschlüpften und an einem acht Tage alten *Passer*).

Die beiden lateralen Kleinhirnkerne liegen hintereinander. Der Foco lateral inferior liegt unmittelbar dorsal des Foco gemelo (Vestibulariskern, siehe dort) und hat eine ovale Form mit transversaler Achse (Fig. 1: 182). Seine Zellen sind etwas kleiner als diejenigen der Focos interno und intermediario. Der Foco lateral superior liegt rostral des Foco lateral inferior. Er ist halbmondförmig und liegt dorso-ventral gerichtet im Kleinhirn (Fig. 3: 185 und Fig. 4: 188).

Alle Kleinhirnkerne sind nach Cajal vom Cortex her afferent. Ihre Efferenzen konzentrieren sich zu einem Faserbündel, dem Pedúnculo cerebeloso superior. Dieser zieht ipsilateral in die Medulla oblongata, kreuzt dann total im Fasciculus longitudinalis medialis, um in der Gegend des Nucleus ruber zu enden. Jedoch ziehen nur wenige Fasern des Ganglion interno in den Pedúnculo cerebeloso superior (: la vía tecto-bulbar directa ó accesoria). Die meisten efferenten Fasern aus diesem Kern kreuzen noch im Kleinhirn total, ziehen auf der contralateralen Seite in die Medulla, um mit dem Corpus restiforme vollkommen zu verschmelzen (: la vía tecto-bulbar cruzada ó principal, Fig. 1 und 3).

Sanders (1929) untersuchte wie CAJAL *Passer domesticus*. Sie beschreibt den Nucleus cerebellaris lateralis inferior als einen Kern, welcher verschiedene Faltungen aufweist und gegen caudal in einzelne Zellkomplexe zerfällt. Auf Fig. 7: 176 ist eine ventromediane Extension dieses Kernes zu erkennen. Vergleichen wir diese Aussagen mit den Beschreibungen von CAJAL, so wird klar, dass der Sanders'sche Nucleus cerebellaris lateralis inferior eindeutig identisch ist mit CAJALS Foco intermediario. Die auf Fig. 7 abgebildete ventro-mediane Extension entspricht dem CAJAL'schen Appendix falciforme. Den eigentlichen, d.h. CAJALS Foco lateral inferior erkennt SANDERS richtig auf Fig. 8: 178, betrachtet ihn aber nur als Abspaltung ihres komplexen Nucleus cerebellaris lateralis inferior.

SANDERS Nucleus cerebellaris lateralis superior kann klar erkannt werden. Er befindet sich dorsal des Nucleus cerebellaris lateralis inferior und reicht von allen Kleinhirnkernen am weitesten caudal (Fig. 8). CAJALS Foco lateral superior befindet sich aber in der rostralen Hälfte des Kleinhirns. Der

SANDERS'sche Nucleus cerebellaris lateralis superior ist somit ein von CAJAL nicht näher beschriebener Zellkomplex des stark gefalteten Foco intermediario. Den eigentlichen Foco lateral superior bezeichnet SANDERS als Nucleus quadrangularis und interpretiert ihn als vestibulären Kern. Auf dieses Problem werde ich bei der Analyse der Vestibularisregion nochmals eingehen.

Aus diesen Missverständnissen wird ersichtlich, wie SANDERS CAJAL weiterhin falsch interpretieren muss. Das eigentliche Ganglion interno muss sie notwendigerweise mit den drei CAJAL'schen Begriffen: Focos intermediario und intercalar und Ganglion interno belegen (siehe Tabelle 1). DOTY (1946) führt im wesentlichen SANDERS Beschreibungen im Detail aus und kopiert somit ihren Irrtum. Auf seine und SANDERS Arbeit werde ich im Kapitel von *Turdus merula* nochmals eingehen.

BARTELS (1925) und CRAIGIE (1928) schufen teilweise neue Namen für die Kleinhirnkerne, interpretierten CAJAL aber weitgehend richtig (siehe Tabelle 1).

2. VESTIBULARISKERNE

Auch die Vestibularisregion wird von **Cajal** (1908) teilweise sehr genau beschrieben. Im Truncus peduncularis (Kleinhirnstiel) befinden sich die Focos gemelos de céllulas gigantes (Fig. 1: 182). Gegen rostral vereinigen sich die Zwillingskerne und scheinen einen Kern zu bilden (G auf Fig. 4: 188). Efferente Fasern aus den Focos gemelos ziehen deutlich nach ventral median, durch den Nucleus Deiters. Sie vereinigen sich mit den efferenten Fasern aus diesem Kern und verlieren sich schliesslich in der Formatio reticularis, in der Nähe des Fasciculus longitudinalis medialis.

Der Nucleus Deiters liegt weit rostral, er überragt sogar das vordere Ende des Nucleus laminaris (Fig. 7: 221). Seine multiangulären Riesenzellen bilden ein dreieckiges Feld. Nach caudal wird der Nucleus Deiters durch den Nucleus dorsalis (Nucleus triangularis nach BARTELS), nach lateral durch den Nucleus piriformis und nach ventral durch die Vestibulariswurzel begrenzt.

Rostral dorsal der einstrahlenden Vestibulariswurzel, in der Nähe des Nucleus Deiters, beschreibt CAJAL noch drei weitere Kerne: den eben erwähnten Nucleus piriformis und die Nuclei quadrangularis und vestibulo-cerebellaris. Der Nucleus piriformis oder Noyau à petites cellules erstreckt sich noch weiter rostral als der Nucleus Deiters. Er liegt dorsal der Vestibulariswurzel und ventral der Ventrikelkante (Fig. 6: 192 und Fig. 7: 221). Seine mittelgrossen, kompakten Zellen sind klar gegen die benachbarten Kerne abgrenzbar. Afferente Fasern erhält der Piriformis aus dem Tractus vestibulo-cerebellaris, einem Faserzug, der seinen Ursprung im Nucleus tangentialis hat.

Den Nucleus quadrangularis beschreibt CAJAL folgendermassen: Der Kern befindet sich lateral des Corpus restiforme, dorsal von einstrahlenden Vestibularisfasern und reicht bis zur Ventrikelkante, bzw. zum Pedúnculo cerebeloso superior. Es handelt sich um eine verlängerte Zone von grauer Substanz, welche die unregelmässige Form eines Parallelogramms aufweist. Die Zellen dieses Kernes haben verschiedene Form und Grösse, wobei die dorsal liegenden Zellen eher klein, triangulär oder spindelförmig sind, während im ventralen Bereich einige Deiterszellen auftreten (Fig. 7: 221).

Zwischen den Nuclei priformis und quadrangularis liegt der Nucleus vestibulo-cerebellaris. Es handelt sich dabei um grosse Zellen entlang dem Tractus vestibulo-cerebellaris. Doch ist nach CAJAL zwischen den Nuclei vestibulo-cerebellaris und quadrangularis keine eindeutige Grenze zu ziehen.

Bis hierher sind CAJALS Beschreibungen klar. Doch werden noch folgende Kerne erwähnt, die wegen zu knapper Darstellung nicht eindeutig bestimmt werden können. Den Nucleus accessorius betrachtet CAJAL als ein Anhängsel des Nucleus Deiters in caudaler Richtung (Fig. 6: 192). Ob es sich hier um zerstreute Zellen handelt, die überall zwischen den einstrahlenden Vestibularisfasern liegen, kann nicht mit Sicherheit entschieden werden. Ferner liegt ein Nucleus interstitialis als Zellinsel in der einstrahlenden Radix Nervi vestibularis. Den Nucleus descendens beschreibt CAJAL als graue Substanz, welche entlang absteigenden Vestibularisfasern liegen soll und sich nach caudal bis zur Kreuzung des Fasciculus solitarius erstreckt.

Bartels untersuchte 1925 als einziger Autor das Vestibularisgebiet auf vergleichend morphologischer Basis. Doch gehe ich in diesem Kapital nur auf Singvogel-ähnliche Typen ein, beschränke mich somit auf die BARTELS'schen Darstellungen der *Passeriformes Alauda* und *Nucifraga.*

Die Focos gemelos bezeichnet BARTELS als Nuclei Deiters dorsales (genaue Gegenüberstellung mit den CAJAL'schen Kernen siehe Tabelle 1). Diesen dorsalen Deiterskernen setzt BARTELS die ventralen Deiterskerne gegenüber. Die Nuclei Deiters ventrales lateralis und medialis befinden sich in der einstrahlenden Vestibulariswurzel (Abb. 2-4: 734-736). BARTELS glaubt die zwei ventralen Deiterskerne den CAJAL'schen Nuclei interstitialis und accessorius gleichsetzen zu dürfen.

Den eigentlichen Nucleus Deiters aber beschreibt BARTELS nicht. Somit müssen auch die Nuclei quadrangularis, vestibulo-cerebellaris und piriformis fehlen oder falsch bezeichnet sein. Tatsächlich wird der Nucleus vestibulo-cerebellaris von BARTELS nicht einmal erwähnt. Den Nucleus quadrangularis gibt er auf Abb. 4 mit Fragezeichen versehen an (ein paar zerstreute Zellen werden mit diesem Namen versehen). Aus seinen Beschreibungen geht deutlich hervor, dass er für diesen CAJAL'schen Begriff keine Verwendung findet. Den Nucleus piriformis setzt BARTELS mit Fragezeichen seinem Nucleus Deiters dorsalis inferior

gleich, was aber rein topographisch nicht zutreffen kann, da CAJALS Nucleus piriformis in der Vestibularisregion sehr weit rostral gelegen ist, während der BARTELS'sche Nucleus Deiters dorsalis inferior sich in der caudalen Vestibularisregion befindet (Abb. 2—4).

Dafür beschreibt BARTELS einen Nucleus oralis, der sehr klar begrenzbar ist, weit nach rostral reicht und direkt an der Ventrikelkante liegt (Abb. 13—15). Ohne Zweifel ist dieser Nucleus oralis von *Nucifraga* (Nucleus oralis medialis von *Alauda*) identisch mit dem Nucleus piriformis von CAJAL. Die lateral des Nucleus piriformis liegenden, vorwiegend kleinen Zellen sind somit identisch mit dem gemischt bis kleinzelligen Nucleus quadrangularis von CAJAL. BARTELS bezeichnet ihn als Nucleus pedunculo-olivaris (Abb. 13—15), gibt jedoch nirgends in seiner Arbeit die genauen Grenzen dieses Kernes an. So zum Beispiel beschreibt er den Nucleus pedunculo-olivaris nur sehr vage bei *Alauda*, auf den zugehörigen Fotografien aber ist der Kern nicht zu finden. Den Namen für diesen Kern leitet BARTELS übrigens von einem Faserbündel her, dem Pedunculus olivaris, das seinen Ursprung im Nucleus pedunculo-olivaris haben soll und von hier zur Oliva superior zieht.

Erwähnen will ich auch, dass die Nuclei oralis dorsalis (Or. d.) und oralis ventralis (Or. o.), die von BARTELS nur bei *Alauda* beschrieben werden, mit dem Nucleus vestibulo-cerebellaris von CAJAL gleichzusetzen sind. Diese Tatsache kann aus Abb. 5 *(Alauda)* von BARTELS direkt abgelesen werden: Die beiden Kerne (Or. d. und Or. o.) befinden sich lateral des Nucleus oralis (Or. m., gleich Nucleus piriformis) und sind zudem wie der CAJAL'sche Nucleus vestibulo-cerebellaris grosszellig.

Den Nucleus descendens von CAJAL beschreibt BARTELS nicht näher. In seinen Abbildungen bezeichnet er ihn abwechslungsweise einmal als Nucleus vestibularis descendens *(Nucifraga* und *Cerschneis)*, ein andermal als Formatio fasciculata *(Alauda, Buteo)*.

Craigie untersuchte 1928 zwei Kolibris: *Chrysolampis* und *Chlorostilbon*. Wie schon erwähnt hat CRAIGIE, was die Kleinhirnkerne betrifft, CAJAL zum grossen Teil richtig verstanden (siehe Tabelle 1), jedoch vermutet er, dass sein Nucleus vestibulo-floccularis (Tafel 12, Fig. 18) nicht identisch sei mit dem Foco lateral superior. Dass diese zwei Kerne trotzden gleichzusetzen sind, ergab sich aus meinen Untersuchungen an *Amazilia* (Lageverhältnisse einerseits und efferente Fasern zum Pedunculus cerebellaris superior andererseits).

Die Focos gemelos bezeichnet CRAIGIE als Nuclei bigemini (Fig. 17—18). Auch den Nucleus Deiters und die nach CAJAL lateral vom Deiters liegenden Nuclei vestibulo-cerebellaris und quadrangularis erkennt CRAIGIE richtig (Fig. 18). Auf derselben Figur ist auch der Nucleus piriformis nach CAJAL korrekt eingezeichnet, doch setzt ihn CRAIGIE dem Nucleus Deiters dorsalis inferior nach BARTELS gleich, eine Annahme, die ich bei der Auseinandersetzung mit BARTELS bereits widerlegt habe.

Zudem erwähnt CRAIGIE einen Kern zwischen dem Nucleus piriformis und dem lateralen Nucleus bigeminus, welchen er homolog dem BARTELS'schen Nucleus Deiters dorsalis medialis glaubt. Diesen Kern zeichnet CRAIGIE aber nicht ein, wohl aber einen Nucleus vestibularis minor, der nur auf drei Schnitten zu sehen ist. Der Kern ist sehr klein, gut abgrenzbar und liegt ventral vom medialen Nucleus bigeminus. Von der Voraussetzung ausgehend, CRAIGIE habe den Nucleus piriformis richtig erkannt, ist vermutlich der zwischen diesem und dem lateralen Nucleus bigeminus liegende Kern in Wirklichkeit mit dem Nucleus Deiters dorsalis inferior von BARTELS identisch (denn ein Nucleus Deiters dorsalis medialis konnte bei *Amazilia* nicht festgestellt werden). Und CRAIGIES Nucleus vestibularis minor stellt wahrscheinlich einen Teil des medialen Nucleus bigeminus dar (ich selbst konnte den Nucleus vestibularis minor bei meinen Untersuchungen an *Amazilia* nicht feststellen). Doch sind das eher vage Spekulationen, die deshalb nicht genauer gefasst werden können, da CRAIGIE alle diese Kerne bloss erwähnt und auf jede genauere Analyse verzichtet.

Erwähnen wil ich noch den Nucleus Bechterew von CRAIGIE (Fig. 16). Dieser Kern liegt in der dorso-rostralen Vestibularisregion und tritt nach CRAIGIE in sehr enge Beziehung mit den Kleinhirnkernen.

Sanders (1929) versucht das Vestibularisgebiet betreffend eine eigene Nomenklatur einzuführen. Die Focos gemelos beschreibt sie als Nuclei vestibulares dorso-laterales, wobei ihre Kerne sich eindeutig mit den BARTELS'schen Nuclei Deiters dorsales zur Deckung bringen lassen (vergleiche Tabelle 1). Doch beschreibt SANDERS zusätzlich einen Nucleus vestibularis dorso-lateralis lateral division, gleich Nucleus quadrangularis, den wir nicht unter den dorsalen Deiterskernen von BARTELS finden können. SANDERS bemerkt, dass die Zellen dieses Kernes verblüffend ähnlich denjenigen des Nucleus cerebellaris lateralis inferior (CAJALS Foco intermediario) sind. Aus der Lage ihres Nucleus quadrangularis (Fig. 6—9: 174—180) geht klar hervor, dass der Kern identisch ist mit dem Foco lateral superior von CAJAL. SANDERS' Nucleus vestibularis dorsolateralis lateral division ist somit kein vestibulärer, sondern der efferenten Fasern wegen ein Kleinhirnkern (siehe Pedúnculo cerebeloso superior nach CAJAL).

Den Nucleus Deiters bezeichnet SANDERS als Nucleus vestibularis ventro-lateralis (Fig. 4 und 7). Die BARTELS'schen Kerne Nuclei Deiters ventrales lateralis und medialis bezeichnet SANDERS als Nuclei vestibulares descendentes, wobei wir auf ihrer Fig. 6 den Nucleus Deiters ventralis lateralis und auf ihrer Fig. 9 den Deiters ventralis medialis erkennen. Auf den Nucleus descendens von CAJAL geht SANDERS jedoch nicht ein.

Den Nucleus piriformis, mit den von ventral lateral einstrahlenden Fasern des Tractus vestibulo-cerebellaris, erkennen wir sehr deutlich auf SANDERS' Fig. 6. Sie bezeichnet ihn als Nucleus vestibularis dorsolateralis medial division ventral portion, versteht aber unter diesem Begriff auch den

Nucleus Deiters dorsalis inferior von BARTELS. Dass dieser Kern von BARTELS aber nicht identisch ist mit dem Nucleus piriformis, habe ich bereits bei der Auseinandersetzung mit BARTELS klar dargestellt (siehe auch Tabelle 1).

Den Nucleus vestibularis superior beschreibt SANDERS folgendermassen: Er besteht aus einem medial grösserzelligen und einem lateralen kleinzelligen Teil: medial and lateral limb (limb gleich verlängerte Zellzone). Diese treffen sich in der Mitte, sodass angenähert die Form eines H entsteht; eine Beschreibung, die auch der Lage nach eindeutig auf die CAJAL'schen Nuclei quadrangularis und vestibulo-cerebellaris zutrifft.

An dieser Stelle will ich noch auf die Standardwerke von BECCARI (1943) und von ARIENS KAPPERS, HUBER, CROSBY (1960) eingehen. BECCARI gibt in seiner *Neurologia comparata* zwei Abbildungen über die Vestibularisregion. Auf Fig. 86: 113 ist sein Nucleus quadrangularis mit dem CAJAL'schen Foco lateral superior, sein Nucleus vestibularis cerebellaris mit dem medialen Foco gemelo und sein Nucleus piriformis mit dem Nucleus Deiters dorsalis inferior nach BARTELS identisch. Auf Fig. 87 ist der Nucleus Deiters an der von CAJAL beschriebenen Stelle richtig eingezeichnet.

Da HUBER und CROSBY (1960), was die Vestibulariskerne betrifft, sich im wesentlichen auf die Arbeit von SANDERS stützen, brauche ich darauf nicht zurückzukommen. Doch möchte ich ihre Fig. 207 A und B: 476, ein Zitat aus der Arbeit von SCHEPMAN (1918), berichtigen. Der Nucleus Deiters dieser beiden Abbildungen entspricht dem Nucleus descendens von CAJAL (Formatio vestibularis descendens).

3. EIGENE NOMENKLATUR

In meiner Arbeit stütze ich mich soweit wie möglich auf die CAJAL'sche Nomenklatur, doch sehe ich mich gezwungen, einige Kerne in der Vestibularisregion neu zu benennen. Für die Focos gemelos übernehme ich den von CRAIGIE eingeführten Begriff Nuclei bigemini (die BARTELS'sche und SANDERS'sche Nomenklatur für diese zwei Kerne ist entschieden zu kompliziert). Das caudal der Radix Nervi vestibularis liegende Zellfeld, welches von CAJAL wahrscheinlich als Nucleus descendens, von HOLMES (1903) und CRAIGIE als Nucleus vestibularis descendens, von SINN (1913) sehr klar beschrieben und als Formatio fasciculata (Fig. 8—10, 12 und 13) bezeichnet wurde, nenne ich Formatio vestibularis descendens.

Die in der einstrahlenden Radix Nervi vestibularis liegenden Nuclei Deiters ventrales lateralis und medialis, ferner auch der Nucleus Deiters dorsalis inferior nach BARTELS besitzen keine Riesenzellen wie der CAJAL'sche Nucleus Deiters. Da ich nachweisen kann, dass alle drei Kerne aus der Formatio vestibularis descendens entstanden sind, nenne ich sie Nuclei vestibulares lateralis, medialis und dorsalis (siehe Anatomische Ergebnisse).

TABELLE 1

Nomenklaturvergleich für die Kleinhirn- und Vestibulariskerne

CAJAL 1908	BARTELS 1925 *	CRAIGIE 1928	SANDERS 1929	AUTOR
Ganglion interno = Ganglion del techo und Ganglion intercalar = Núcleo intercalado = Foco de células pequeñas	Nucleus medialis cerebelli	Nucleus fastigii = Nucleus tecti	Nucleus cerebellaris internus	Nucleus cerebellaris internus
			Nucleus cerebellaris intercalatus	
			Nucleus cerebellaris intermedius	
Foco intermediario = Foco semilunar	Nucleus semilunaris cerebelli = Cl. 2 und Cl. 3 (A.)	Nucleus intermedius	Nucleus cerebellaris lateralis inferior	Nucleus cerebellaris intermedius
			Nucleus cerebellaris lateralis superior	
Foco lateral inferior	Cl. 1 (A.)	Nucleus lateralis inferior	Nucleus cerebellaris lateralis inferior	Nucleus cerebellaris lateralis inferior
Foco lateral superior	Cl. 5 (A.)	Nucleus vestibularis flocularis	Nucleus vestibularis dorso-lateralis lateral division = Nucleus quadrangularis	Nucleus cerebellaris lateralis superior
Focos gemelos de células gigantes	Nucleus Deiters dorsalis superior medialis	Nucleus bigeminus medialis und Nucleus vestibularis minor (?)	Nucleus vestibularis dorso-lateralis medial division dorsal portion	Nucleus bigeminus medialis
	Nucleus Deiters dorsalis medialis		Nucleus vestibularis dorso-lateralis medial division central portion	
	Nucleus Deiters dorsalis superior lateralis	Nucleus bigeminus lateralis	Nucleus vestibularis dorso-lateralis intermediate division	Nucleus bigeminus lateralis

Ganglion de Deiters	von Bartels nicht beschrieben	Nucleus Deiters	Nucleus vestibularis ventro-lateralis	Nucleus Deiters
Noyau descendant (?)	Formatio fasciculata = Nucleus descendens	Nucleus vestibularis descendens	von Sanders nicht beschrieben	Formatio vestibularis descendens
Noyau dorsal	Nucleus triangularis	Nucleus vestibularis dorsalis = Nucleus triangularis	Nucleus vestibularis dorso-medialis	Nucleus triangularis
Foco accesorio del Nucleo de Deiters = Noyau accessoire à petites cellules (??)	Nucleus Deiters ventralis medialis	Nucleus Deiters ventralis medialis	Nucleus vestibularis descendens	Nucleus vestibularis medialis
	Nucleus Deiters ventralis lateralis	Nucleus Deiters ventralis lateralis		Nucleus vestibularis lateralis
Focos gemelos vereinigen sich zu einem Kern	Nucleus Deiters dorsalis inferior	Nucleus Deiters dorsalis medialis von Bartels (?)	Nucleus vestibularis medial division ventral portion = Nucleus piriformis	Nucleus vestibularis dorsalis
Noyau ou Foyer quadrangulaire	Nucleus pedunculo-olivaris (er umfasst aber nur einen Teil der Formatio quadrangularis)	Nucleus quadrangularis und Nucleus Bechterew	Nucleus vestibularis superior	Formatio quadrangularis mit vestubulo-cerebellären Zellen
Ganglion vestibulo cérébelleux	Nuclei orales dorsalis und ventralis (A.)	Nucleus vestibulo cerebellaris		
Ganglion piriforme = Noyau vestibulaire à petites cellules	Nucleus oralis (Nu.) = Nucleus oralis medialis (A.)	Nucleus piriformis	Nucleus vestibularis dorso-lateralis medial division ventral portion = Nucleus piriformis	Nucleus piriformis

* Diese Darstellung umfasst nur die beiden Passeriformen Alauda (A.) und Nucifraga (Nu.).
(?) Die mit Fragezeichen versehenen Kerne sind von den betreffenden Autoren zu wenig genau beschrieben worden, um exakt lokalisiert werden zu können.

Die grossen Zellen des CAJAL'schen Nucleus vestibulo-cerebellaris treten nur bei höchst differenzierten Formen wie *Turdus* oder *Passer* zu einem Kern konzentriert auf. Bei allen übrigen Formen liegen die Zellen dieses „Kernes“ sehr zerstreut. Der CAJAL'sche Begriff ist somit nicht oder höchstens sehr beschränkt brauchbar. Ich bezeichne diese besonderen Zellen, sofern sie auftreten, als vestibulo-cerebelläre Zellen (siehe Tabelle 1).

Von CAJAL übernehme ich ferner den Begriff Nucleus quadrangularis. Da der damit umschriebene Bereich aber vielmehr ein Zellfeld als einen Kern darstellt, nenne ich ihn Formatio quadrangularis. Unter Formatio verstehe ich ein aus verschiedenen Zelltypen bestehendes Zellfeld, das selbst keine Grenzen besitzt, sondern von Kernen oder Fasern begrenzt wird; eine Formatio hat Bildungstendenz, dh. aus ihr können sich im Laufe der Phylogenese Kerne herausdifferenzieren. Dagegen ist ein Kern mehr oder weniger klar begrenzbar, er besteht aus einem oder mehreren bestimmten Zelltypen; aus ihm können sich nur gleiche oder ähnliche Kerne herausdifferenzieren (durch Neurobiotaxis usw.). Diese zwei Begriffe, Nucleus und Formatio, lassen sich natürlich nicht scharf gegeneinander abgrenzen.

III. DARSTELLUNG DER KERNVERHÄLTNISSE BEI EINER HOCHDIFFERENZIERTEN FORM: *TURDUS MERULA*

Die Kleinhirn- und die Vestibulariskerne überschneiden sich lagemässig. Um eine übersichtliche Darstellung zu erreichen, will ich die beiden Kernregionen aber getrennt besprechen.

1. KLEINHIRNKERNE

Bei *Turdus* mit hochdifferenzierter Kleinhirn- und Vestibularisregion unterscheiden wir vier Kerne im Mark des Kleinhirns. Ein Kern liegt medial und nahe am Kleinhirnventrikel, der Nucleus cerebellaris internus (maximale Längenausdehnung, gleich m.LA.: 1,25 mm). Lateral und nach caudal verschoben liegt der Nucleus cereballaris intermedius (m.LA.: 0,8 mm). Lateral und ventral des Intermedius liegen die zwei kleinen Nuclei cerebellares laterales inferior und superior. Im Gegensatz zu diesen beiden einfachen, lateralen Kleinnirnkernen weisen die Nuclei cereballares internus und intermedius Faltenbildung auf (folding of the cerebellar gray nach ARIENS KAPPERS, HUBER, CROSBY). Unter **Faltenbildung** wollen wir folgendes Phänomen verstehen: Ein Kern ist nicht kugelförmig oder stellt kein Ellipsoid dar, sondern ist in einzelne Zellbereiche, die ich kurz Teile nenne, aufgelöst. Diese Teile aber stehen alle durch mehr oder weniger breite Zellbrücken miteinander in Verbindung (siehe Rekonstruktion der

Nuclei cerebellares internus und intermedius in Abb. 1—6). Dabei liegen in den einzelnen Teilen die Zellen sehr konzentriert, ferner können gewisse Zelltypen in bestimmten Teilen häufiger auftreten als in anderen (der spindelzellige Teil zum Beispiel besteht ausschliesslich aus kleinen spindelförmigen Zellen).

Betrachten wir zuerst den **Nucleus cerebellaris internus,** der von SANDERS und DOTY in drei Kerne gegliedert wurde. Abgesehen davon, dass diese Dreiereinteilung auf einer Fehlinterpretation CAJALS beruht, ist sie nicht sinnvoll, weil kein von DOTY oder SANDERS als Kern bezeichneter Bezirk einen einheitlichen Zelltypus aufweist, weder gleiche Zellgrösse noch -form oder -dichte. Es können in den verschiedenen Teilen wohl mittelgrosse, rundlich bis quadranguläre oder eher kleine, spindelförmig bis trianguläre, aber auch multianguläre Zellen auftreten (siehe Definition Faltenbildung); aber da alle diese Zellbezirke miteinander verbunden sind, durchmischen sich auch die Zelltypen sehr häufig.

Doch versuchen wir nun, eine räumliche Vorstellung des Nucleus cerebellaris internus zu erlangen. Der am weitesten nach caudal sich erstreckende Teil des Kernes liegt dorsal. Dieser dorsale Teil (d in Abb. 1—6) ist dadurch charakterisiert, dass in ihm sehr grosse, multianguläre, dunkel gefärbte Zellen auftreten (Fig. le—i). In Fig. le erkennen wir, dass ventral dieses Teiles ein basaler (b in Abb. 1—6) erscheint, dessen kleinere Zellen ziemlich zerstreut liegen.

Ungefähr auf derselben Ebene erscheint medial des basalen Teiles noch ein Kernkomplex. Er liegt dicht am Kleinhirnventrikel und ist vom basalen Teil durch Fasern des Pedunculus cerebellaris superior getrennt. Dieser mediale Teil (m in Abb. 1—6) verschmilzt 100 Mikron weiter rostral deutlich mit dem Appendix falciformis, der Verbindungsbrücke zwischen Nucleus cerebellaris internus und intermedius (vergleiche Fig. 1c—f mit Abb. 1 und 5).

Cirka 100 Mikron nach Erscheinen des basalen und medialen Teiles liegt zwischen diesen ein neuer Zellkomplex. Seine Zellen sind klein und alle deutlich spindelförmig, ich bezeichne ihn deshalb als spindelzelligen Teil (s in Abb. 1 und 5, Fig. 1f). Etwas rostraler sammeln sich am oberen, medialen Rand des dorsalen Teiles kleine, spindelförmige Zellen an, die mit dem spindelzelligen Teil verschmelzen. In derselben Schnittebene tritt dieser mit dem oberen Rand des medialen Teiles in Verbindung. Dorsaler, spindelzelliger und medialer Teil erhalten durch dieses Zusammenwachsen die Form einer nach ventro-lateral offenen Spange, wobei im spindelzelligen Teil die kleinen Zelltypen durch grosse verdrängt werden (Fig. 1g).

In Fig. 1g erkennen wir, dass der dorsale Teil durch Fasern in zwei Zellbereiche getrennt wird. Den ventralen Bezirk des dorsalen Teils, will ich Zwischenstück nennen (Z in Abb. 3 und 6). Weiter rostral tritt das Zwischenstück mit dem basalen Teil durch eine Zellbrücke in Verbindung (Fig. 1h und Abb. 6). Auf derselben Schnittfläche kann lateral des dorsalen Teiles ein neuer Zellkomplex erkannt werden. Dieser laterale Teil (l in Abb. 1—6) dehnt sich nach ventral aus

und tritt mit dem ventralen Rand des Zwischenstücks in Zellverbindung. Lateraler Teil und Zwischenstück bilden dadurch ein nach dorso-lateral offenes Hufeisen (siehe DOTYS Abb. 2). In Abb. 6 sind die zwei hintereinander liegenden Zellbrücken des Zwischenstücks mit dem basalen und lateralen Teil zu erkennen.

Kleine bis sehr kleine Zellen schieben sich auf diesem Niveau zwischen den medialen Teil und das kleine rgewordene Zwischenstück und lassen wenige Mikron rostraler diese zwei Zellkomplexe miteinander verschmelzen. Den so neu entstandenen Bezirk nenne ich medio-rostralen Teil (mr in Abb. 1—6).

Von Fig. 1e-h ist der basale Teil sukzessive nach ventro-lateral ausgewachsen und verschmilzt schliesslich mit der Formatio quadrangularis (Fig. 1i; Abb. 3, 4 und 6). Der dorsale Bereich dieses Teiles besteht aus gemischten Zellen, während der ventro-laterale Bereich des basalen Teiles sich dem Zelltypus der Formatio quadrangularis angleicht.

Die weitere räumliche Umgruppierung im Nucleus cerebellaris internus kann aus den Schnittbildern abgelesen werden (Fig. 1k—m). Der laterale und der medio-rostrale Teil verschmelzen ventral und bilden zusammen eine nach dorsal offene U-Form. Den Faserraum zwischen den beiden Schenkeln des U bezeichne ich als dorsale Bucht (vergleiche Abb. 5 mit Fig. 1 l). Der laterale Teil verschmilzt aber nicht nur mit dem medio-rostralen Teil, sondern auch mit dem basalen. Gleichzeitig spaltet sich der laterale Teil von ventral her der Länge nach, aus ihm tritt ein klar begrenzbares Faserbündel. Dieser nach ventral geöffnete Hilus, so will ich den engen zylindrischen Faserraum im lateralen Teil nennen, ist auf eine Distanz von ungefähr 100 Mikron deutlich zu erkennen (vergleiche Fig. 11 mit Abb. 3).

Da der Nucleus cerebellaris internus an seinem rostralen Ende durch Fasern in einzelne Zellinseln aufgelöst wird, kann ich nicht sicherstellen, ob der Hilus einen allseitig von Zellen des lateralen Teiles umgebenen Faserraum darstellt. Klar beobachtbar ist jedoch, dass die den Hilus lateral begrenzende Wand gegen rostral immer schmäler wird, zudem mehren sich in dieser Wand kleine Zelltypen.

Nach Verschwinden des Hilus nimmt der latero-rostrale Teil (lr. in Abb. 1—6) stark an Umfang zu. Teilweise wird seine Verbindung zum medio-rostralen Bereich unterbrochen. Schliesslich treten latero- und medio-rostraler Teil dorsal in Zellverbindung (Fig. 1 m). Dann aber trennen sich die zwei rostralen Teile endgültig, wobei der latero-rostrale Komplex weiter nach rostral reicht (seine letzten Zellen sind noch 0,35 mm rostral von Ebene 1 m zu erkennen (Abb. 3 und 4).

Erwähnen will ich noch den kleinen Nucleus cerebellaris internus ventralis (int. v. in Abb. 1—6). Dieser Kern wurde bis heute nur von SHIMAZONO erkannt und als Nucleus medialis ventralis bezeichnet. Er befindet sich ventral medial des gefalteten Nucleus cerebellaris internus und Liegt von diesem caudal durch den Kleinhirnventrikel getrennt. Bis an sein rostrales Ende verschmilzt

TURDUS MERULA FIG. 1 A—C

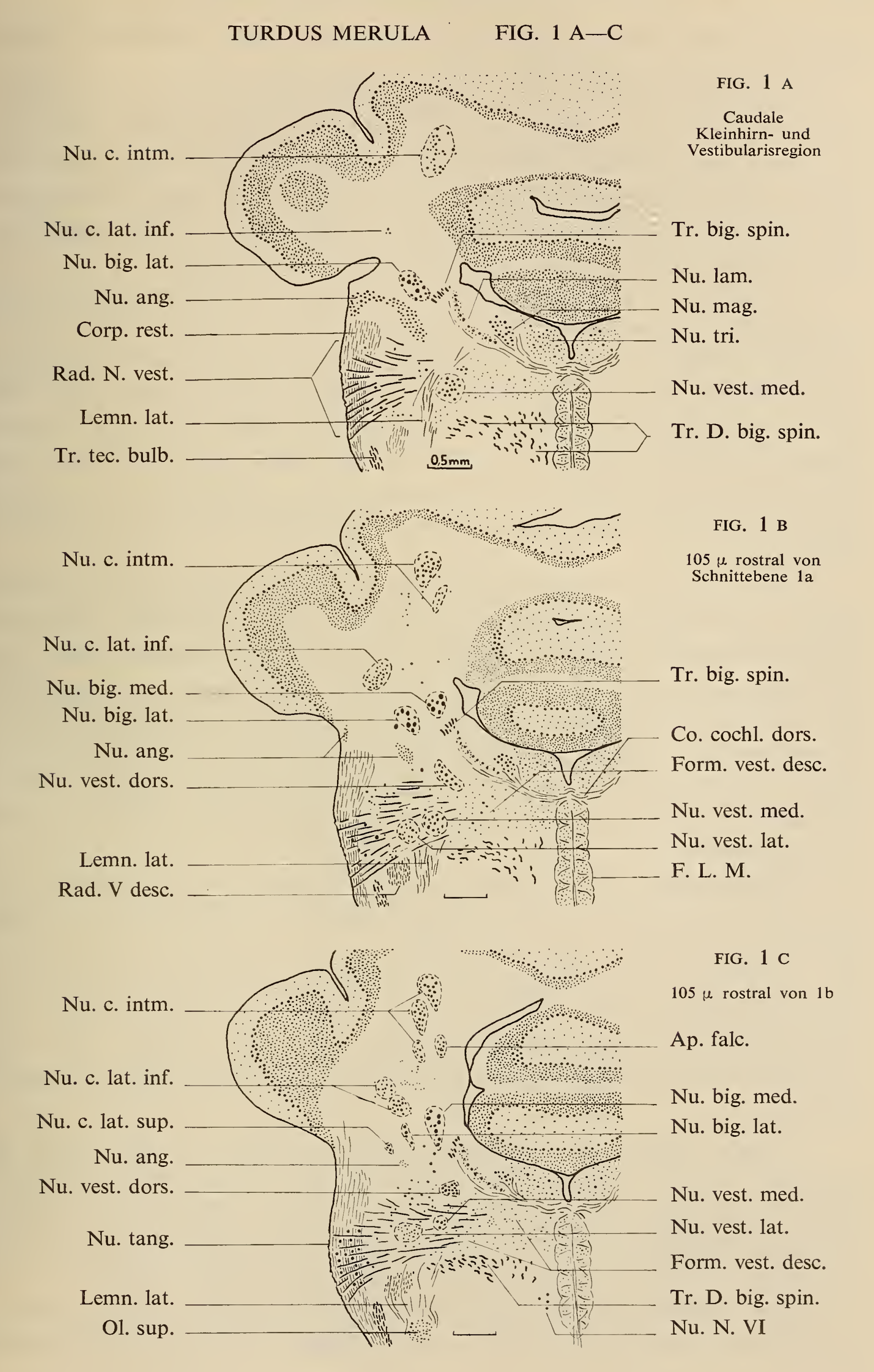


FIG. 1 A

Caudale Kleinhirn- und Vestibularisregion

FIG. 1 B

105 μ rostral von Schnittebene 1a

FIG. 1 C

105 μ rostral von 1b

der kleinzellige Internus ventralis nicht mit dem Nucleus cerebellaris internus (vergleiche Fig. 1 e—l mit Abb. 1—4).

Wie alle Kleinhirnkerne ist der Nucleus cerebellaris internus vom Cerebellumcortex her afferent (nach Beobachtungen von CAJAL, SHIMAZONO und Versuchen von HOREL und GOODMAN). Efferente Faserzüge sind der Pedunculus cerebellaris superior (gleich Brachium conjunctivum nach ARIENS KAPPERS und anderen) und der Tractus cerebello-bulbaris (gleich Vía tecto-bulbar cruzada nach CAJAL, gleich Tractus cerebello-spinalis nach SHIMAZONO und anderen).

Die Fasern des Pedunculus cerebellaris superior haben ihren Ursprung im caudalen Bereich des Nucleus cerebellaris internus (Fig. 1 e—h). Sie ziehen ipsilateral nach ventro-rostral und kreuzen im Fasciculus longitudinalis medialis (Fig. 1 h—m). CAJAL stellt fest, dass seine Fasern in der Nähe des Nucleus ruber enden. (CAJAL nennt die ipsilateral efferenten Fasern aus dem Nucleus cerebellaris internus Vía tecto-bulbar homolateral. Erst wenn dieses Faserbündel mit den efferenten Fasern der übrigen Kleinhirnkerne zu einem dicken Faserbündel verschmilzt, verwendet er den Begriff Pedunculus cerebellaris superior.)

Der Tractus cerebello-bulbaris hat seinen Ursprung im rostralen Bereich des Nucleus cerebellaris internus (Fig. 1 i—m). Unmittelbar ventral des Internus-Komplexes kreuzt er total, zieht auf der contralateralen Seite nach ventro-lateral, um mit dem Corpus restiforme vollkommen zu verschmelzen (Fig. 1 f—m). Nach Degenerationsversuchen von SHIMAZONO zieht dieser Faserzug ins Rückenmark. Obwohl die Neurofibrillen des Tractus cerebello-bulbaris nur wenig dicker sind als diejenigen des Pedunculus cerebellaris superior, können die beiden Faserzüge durch ihren typischen Faserverlauf klar voneinander unterschieden werden.

An dieser Stelle will ich nochmals auf die Autoren CAJAL, SANDERS und DOTY eingehen. Betrachten wir zuerst CAJALS Ganglion intercalar (gleich Núcleo intercalado). Die Lage dieses kleinzelligen Kernes ist durch die CAJAL'schen Fig. 1: 182 und 3: 185 eindeutig fixiert. Das Ganglion intercalar ist identisch mit dem kleinzelligen basalen Teil und der den Hilus lateral begrenzenden, kleinzelligen Wand („a lateral cortex of smaller, more closely arranged cells" nach SANDERS). CAJALS Ganglion intercalar ist somit ein Teil des Nucleus cerebellaris internus.

SANDERS gliedert den Nucleus cerebellaris internus in drei Kerne. Sie bezeichnet nur den medialen und medio-rostralen Teil als Nucleus cerebellaris internus, alle übrigen Kernkomplexe (dorsaler, basaler, lateraler, latero-rostraler Teil und Zwischenstück) als Nucleus cerebellaris intermedius. Auf den Nucleus cerebellaris intercalatus nach CAJAL geht SANDERS nicht näher ein.

DOTY versucht diesen Nucleus cerebellaris intercalatus etwas näher zu beschreiben. Sein Kern umfasst den spindelzelligen Teil (DOTYS Fig. 3) und die

TURDUS MERULA FIG. 1 D—F

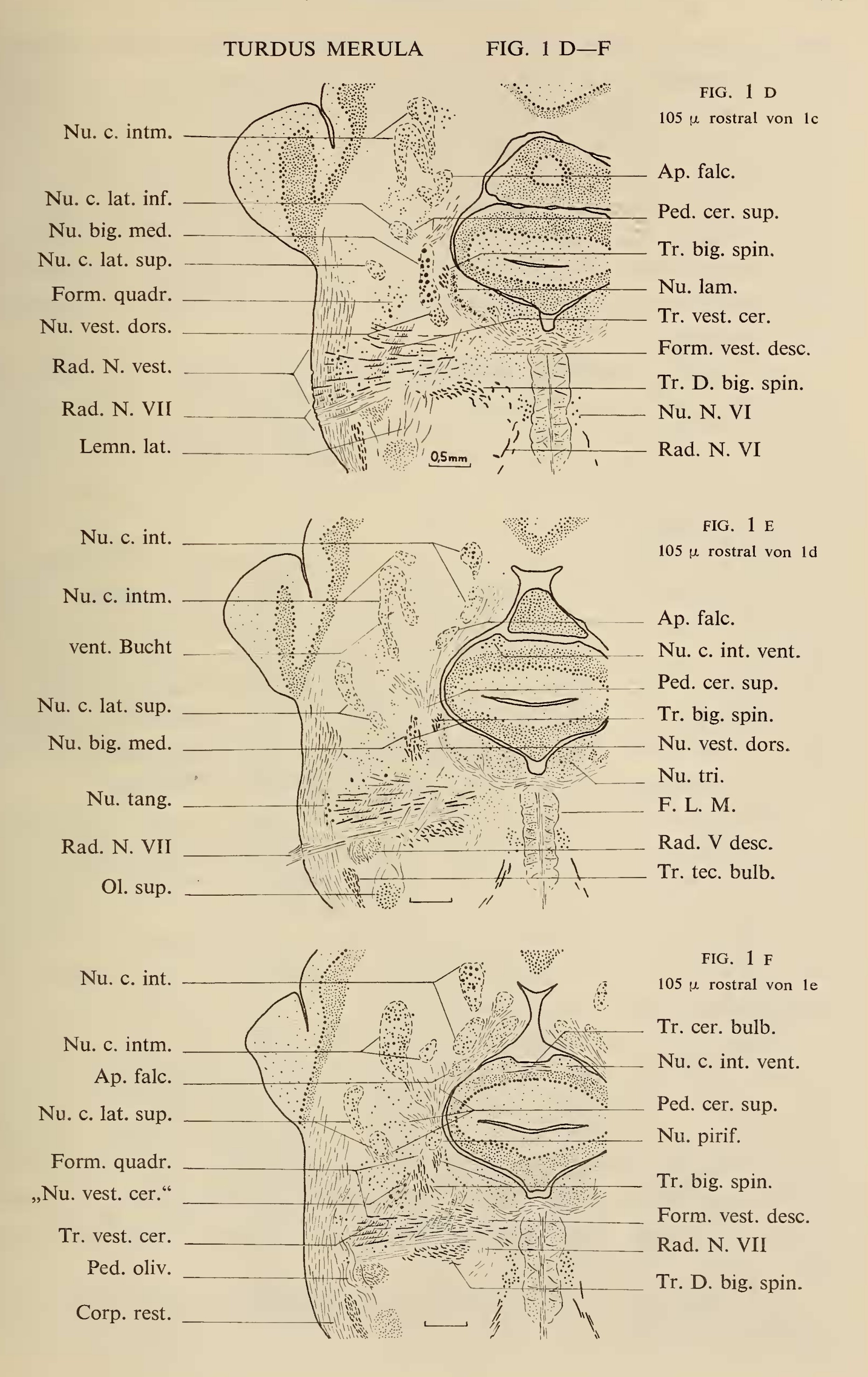


FIG. 1 D
105 μ rostral von 1c

FIG. 1 E
105 μ rostral von 1d

FIG. 1 F
105 μ rostral von 1e

kleinen Zellen, die den medialen Teil und das Zwischenstück zum medio-rostralen Teil verschmelzen lassen (DOTYS Fig. 2). Ein Zusammenhang zwischen den beiden Zellbezirken besteht aber nicht, DOTYS Begriff des Nucleus cerebellaris intercalatus ist somit unhaltbar. Die übrigen Zellbezirke bezeichnet DOTY ähnlich wie SANDERS, den lateralen Teil als „lateral limb", das Zwischenstück als „medial limb of Nucleus cerebellaris intermedius"; den medialen und medio-rostralen Teil als Nucleus cerebellaris internus pars medialis. Jedoch bezeichnet DOTY den latero-rostralen Teil (intermedius nach SANDERS) als Nucleus cerebellaris internus pars lateralis (DOTYS Fig. 1). Auch hier sind DOTYS Interpretationen unhaltbar.

Der **Nucleus cerebellaris intermedius** ist einfacher gefaltet und kleiner im Umfang als der Nucleus cerebellaris internus. Er besteht aus zwei nicht miteinander in Berührung tretenden Kernbezirken, einem grösseren ventro-lateralen (Nucleus cerebellaris lateralis inferior nach SANDERS und DOTY) und einem kleineren dorso-medialen Teil (Nucleus cerebellaris lateralis superior nach SANDERS und DOTY).

Der dorso-mediale Teil (dm. in Abb. 1—6) reicht von allen Kleinhirnkernen am weitesten caudal. Er wird durch Fasern in zwei ungleich grosse Bezirke geteilt, wobei der kleine, ventro-medial gelegene Zellbereich eine nur geringe Ausdehnung hat (Fig. 1 b). Rostralwärts erstreckt sich der grössere Bezirk des dorso-medialen Teiles stark nach ventral und medial und sitzt als „Kappe" auf dem umgekehrt V-förmigen Hauptkomlex des Nucleus cerebellaris intermedius (Fig. 1 d). Auf dieser Ebene hat der dorso-mediale Teil seinen grössten Umfang erreicht; anschliessend nimmt er sehr rasch an Grösse ab (Fig. 1 e).

Der ventro-laterale Teil (vl. in Abb. 1—6) erscheint als zwei untereinanderliegende Zellbezirke, wobei der ventrale Komplex sich kurz nach Erscheinen nach latero-dorsal ausdehnt und mit dem oberen Rand des dorsalen Zellbezirkes verschmilzt. Dadurch entsteht die umgekehrte V-Form des ventro-lateralen Teiles (Fig. 1 d). Den Faserraum zwischen den beiden Schenkeln des V nenne ich ventrale Bucht, die auf eine Distanz von 200 Mikron gut erkenntlich ist (vergleiche Fig. 1 d—e mit Abb. 1 und 3).

Auf der Ebene, wo die beiden V-Schenkel zu einer mächtigen Platte verschmelzen (Fig. 1 f), wird ein neuer, kleiner Komplex vom medialen Schenkel durch Fasern abgeschnürt, der ventro-mediale Teil des Nucleus cerebellaris intermedius (vm. in Abb. 1—6; Fig. 1 e—h). Er wird in rostraler Richtung unregelmässig von Fasern in zwei bis drei Zellbezirke geteilt (Fig. 1 g) und reicht ungefähr 100 Mikron weiter nach rostral als der ventro-laterale Teil. An seinem vorderen Ende liegt er dicht am basalen Teil des Nucleus cerebellaris internus (Fig. 1 h, Abb. 3—4 und 6).

Der Appendix falciformis, die Verbindungsbrücke zwischen Nucleus cerebellaris intermedius und internus, erscheint caudal als kleiner Zellkomplex,

TURDUS MERULA FIG. 1 G—I

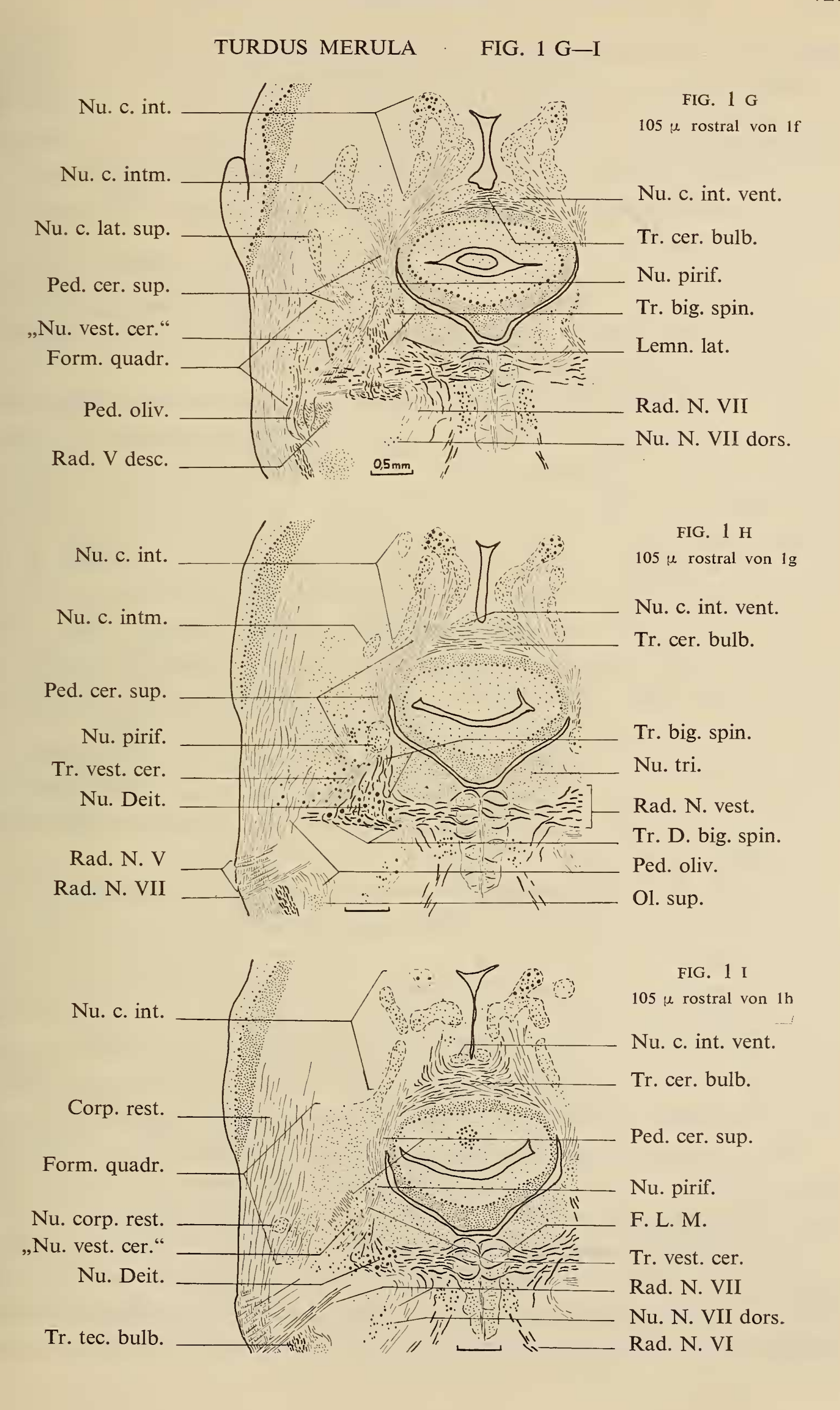


FIG. 1 G
105 μ rostral von 1f

FIG. 1 H
105 μ rostral von 1g

FIG. 1 I
105 μ rostral von 1h

lateral des ventro-lateralen Teiles des Nucleus cerebellaris intermedius (Fig. 1 c). Er nimmt stark an Umfang zu und verschmilzt mit dem medianen V-Schenkel des ventro-lateralen Teiles (Fig. 1 d). Wenig rostraler tritt er auch mit dem lateralen Schenkel in lockere Zellverbindung (Abb. 1). Auf Fig. 1 e—f erkennen wir, wie der Appendix falciformis an Umfang wieder kleiner wird, sich vom Nucleus cerebellaris intermedius entfernt, um mit dem medialen Teil des Nucleus cerebellaris internus zu verschmelzen (Abb. 1 und 5).

Wie schon Cajal nachwies, ziehen aus dem Nucleus cerebellaris intermedius nur ipsilaterale Fasern nach ventro-medial gegen die Ventrikelkante (Fig. 1 f—g). Sie vereinigen sich mit den ipsilateralen Fasern des Nucleus cerebellaris internus zum Pedunculus cerebellaris superior.

Die zwei lateralen Kleinhirnkerne sind im Gegensatz zu den beiden bisher besprochenen Kernen sehr klein und ungefaltet, d.h. sie zerfallen je nur in einen dorsalen und einen kleineren ventralen Teil. Beide Kleinhirnkerne liegen lateral und ventral des Nucleus cerebellaris intermedius, wobei der Nucleus cerebellaris lateralis inferior (m.LA.: 0,35 mm) sich weit nach caudal erstreckt (Fig. 1a—d), während der Nucleus cerebellaris lateralis superior (m.LA.: 0,45 mm) bis fast zum rostralen Ende des Nucleus cerebellaris intermedius reicht (Fig. 1d—g).

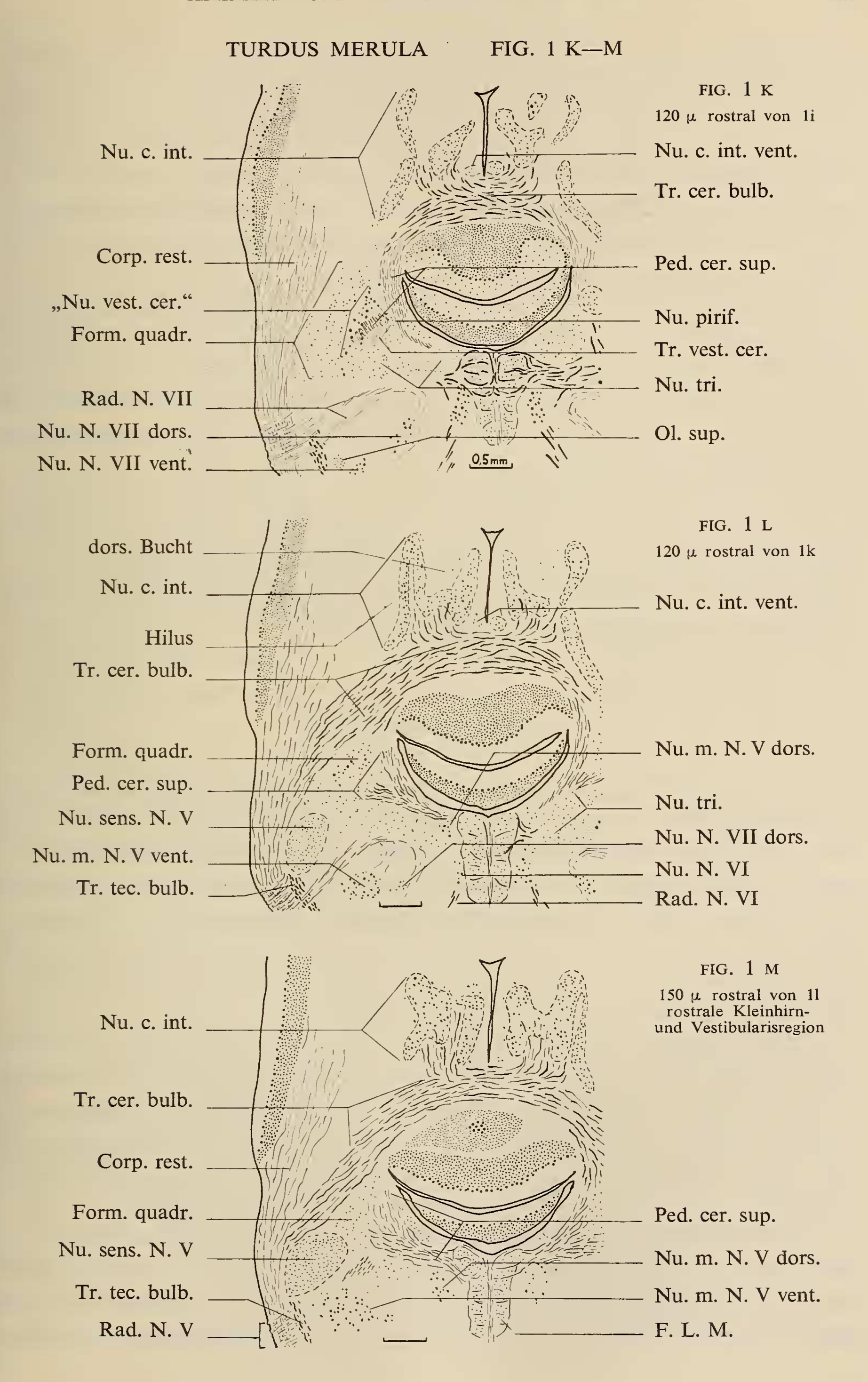
Die zwei Teile des **Nucleus cerebellaris lateralis inferior** liegen dorsal lateral des Nucleus bigeminus lateralis (:Vestibulariskern, siehe dort). Der dorsale Teil reicht weiter nach caudal (Fig. 1a—c), während der kleine ventrale Teil das vordere Ende des lateralen Bigeminus-Kernes überragt (Fig. 1c—d). Die Zellen des ventralen Teiles sind kleiner, spindelförmig und dunkler gefärbt, zudem liegen sie dichter zusammen als die Zellen des dorsalen Teiles. Obwohl die zwei Teile des Nucleus cerebellaris lateralis inferior sehr nahe aneinander grenzen, verschmelzen sie nicht.

Der dorsale Teil löst sich an seinem rostralen Ende in einzelne zerstreute Zellen auf, die direkt ventral des Nucleus cerebellaris intermedius liegen (Fig. 1 d). Beim Vergleich von Fig. 1 d mit Fig. 1 e erkennen wir, dass der laterale Schenkel dieses Kernes sich gegen ventral ausdehnt und direkt ins Gebiet der zerstreut liegenden Zellen auswächst. Solch zerstreute Zellen sind bis zum Verschwinden des ventro-lateralen Teiles des Nucleus cerebellaris intermedius zwischen diesem und dem Nucleus cerebellaris lateralis superior zu finden (Fig. 1e—g). Schliesslich verschmelzen sie mit der kleinzelligen Formatio quadrangularis (Fig. 1h).

Die efferenten Fasern des Nucleus cerebellaris lateralis inferior werden erst am rostralen Ende des Kernes deutlich sichtbar. Sie ziehen nach medio-ventral und verschmelzen mit den Fasern des Pedunculus cerebellaris superior (Fig. 1d—f).

Der **Nucleus cerebellaris lateralis superior** (Sanders' Nucleus quadrangularis) erscheint über dem rostralen Ende des Nucleus angularis und lateral des Nucleus bigeminus lateralis (Fig. 1 c), zwischen dem Nucleus cerebellaris lateralis inferior und der Fomatio quadrangularis (Fig. 1 d). Caudal hat dieser Kern nur

TURDUS MERULA FIG. 1 K—M



einen geringen Umfang und seine Zellen liegen dicht zusammen. Erst rostralwärts lockern sich die Zellen auf und dehnen sich stark nach dorsal aus (Fig. 1c—e). Auf Fig. 1 e erkennen wir, dass sich der Kern in einen grösseren dorsalen und einen kleinen ventralen Teil gespaltet hat. Die Zellen des ventralen Teiles sind dunkler gefärbt und um die Hälfte kleiner als die rundlichen, hellen des dorsal liegenden Teiles, die denjenigen des Nucleus cerebellaris intermedius gleichen. Doch wird diese cytologische Unterscheidung erst einige Distanz nach der Trennung von dorsalem und ventralem Teil möglich.

An seinem vorderen Ende liegt der kleine ventrale Teil lateral des Nucleus piriformis und wird von der Formatio quadrangularis fast völlig umgeben. Seine Zellen sind nur noch zu erkennen, weil sie im efferenten Faserzug des Nucleus cerebellaris lateralis superior liegen (Fig. 1f—g). Der dorsale Teil löst sich rostral in einzelne Zellen auf, die mit der Formatio quadrangularis verschmelzen (Fig. 1g—h).

Den efferenten Faserzug aus dem Nucleus cerebellaris lateralis superior verfolge man auf Fig. 1f—l, er stellt einen Nebenast des Pedunculus cerebellaris superior dar. Die Verschmelzung mit diesem erfolgt aber erst weit rostral, auf einer Ebene, in welcher der Nucleus Deiters verschwunden ist und der Nucleus sensibilis Nervi trigemini erscheint (Fig. 1l—m).

2. Vestibulariskerne

Unter diesem Begriff werden Kerne und Areale zusammengefasst, welche im Einstrahlungsgebiet der Radix Nervi vestibularis liegen und direkte oder indirekte Fasern aus dem vestibulären Nerven erhalten. Die Vestibularisregion wird begrenzt: nach ventral durch die Radix Nervi glossopharyngici und vagi, vor allem aber durch die Radix Nervi facialis und trigemini; nach caudal durch die Hörkerne und gewisse Medullarkerne; nach rostral durch den Nucleus sensibilis Nervi trigemini. Nach dorsal grenzen die vestibulären Kerne an die Kleinhirnkerne, jedoch überschneiden sich die zwei Regionen.

In der Vestibularisregion unterscheiden wir zwei grosse Areale. Caudal der einstrahlenden Radix Nervi vestibularis liegt die Formatio vestibularis descendens, rostral dorsal der Vestibulariswurzel die Formatio quadrangularis. Doch will ich auf diese Zellfelder später eingehen und zuerst ein Kernsystem darstellen, das durch seine dunkelgefärbten Riesenzellen deutlich aus der Vestibularisregion hervorsticht: die beiden Nuclei bigemini und den Nucleus Deiters.

Die Nuclei bigemini liegen in der Übergangszone von Kleinhirn zur Medulla oblongata. Sie sind in ihrer Längenausdehnung gegeneinander verschoben, wobei der eher rundliche Nucleus bigeminus lateralis (m. LA.: 0,5 mm) weit nach caudal reicht, während der längliche Nucleus bigeminus medialis (m. LA.:

0,4 mm) den lateralen Zwillingskern um 0,2 mm nach rostral überragt (Fig. 1a—e). Die beiden Kerne liegen durch Fasern getrennt und sind klar gegeneinander abgrenzbar. Sie bestehen zum Teil aus kleineren Zelltypen, hauptsächlich aber aus dunkelgefärbten, multiangulären Riesenzellen.

Die ersten Zellen des **Nucleus bigeminus lateralis** treten cirka 200 Mikron caudal der Schnittebene von Fig. 1a auf. Sie liegen zwischen dem Nucleus angularis und dem Nucleus laminaris, am oberen Rand der Medulla obongata (Fig. 1 a). Ein gut erkennbares, efferentes Faserbündel zieht aus dem caudalen Ende dieses Kernes in horizontaler medialer Richtung. Es ist dies der Tractus bigemino-spinalis, der aus dicken parallel laufenden Neurofibrillen besteht. Hat der Nucleus bigeminus lateralis seinen grössten Umfang erreicht, so ist dieses Faserbündel nicht mehr im Kontakt mit seinem Ursprungsort, sondern liegt lateral der dorsalen Laminaris-Kante (Fig. 1a—c). Das caudale Ende des Nucleus bigeminus lateralis liegt zwischen dem medialen Zwillingskern und dem Nucleus cerebellaris lateralis superior, ventral des Nucleus cerebellaris lateralis inferior (Fig. 1 c).

Der **Nucleus bigeminus medialis** erscheint zwischen dem lateralen Zwillingskern und der Ventrikelkante, dorsal des Tractus bigemino-spinalis (Fig. 1b). Gegen rostral wächst er stark nach ventral aus. Seinen vollen Umfang erreicht er auf einer Ebene, in welcher der Nucleus bigeminus lateralis bereits verschwunden ist und grenzt nun sehr nahe an den Nucleus vestibularis dorsalis (Fig. 1 d). Etwas rostraler treten lateral unregelmässig verteilte Riesenzellen auf, die aber nur teilweise mit dem Nucleus bigeminus medialis verschmelzen. Die letzten Zellausläufer dieses Kernes liegen zwischen seinen dicken, nach ventral gerichteten, efferenten Fasern: dem Tractus bigemino-spinalis (Fig. 1e).

Die Efferenzen der beiden Zwillingskerne bestehen somit aus zwei Faserbündeln. Ein mediales, welches entlang der dorsalen Kante des Nucleus laminaris zieht, tritt am caudalen Ende des Nucleus bigeminus lateralis aus (Fig. 1a—f). Das laterale, mächtigere Faserbündel des Tractus bigemino-spinalis strahlt aus dem rostralen Ende des Nucleus bigeminus medialis (Fig. 1e—f). Dieses laterale Bündel bleibt aber in seinem weiteren Verlauf nicht kompakt, sondern fächert sich gegen ventral hin immer mehr auf und erhält dadurch die Form eines Dreiecks, dessen Spitze dorsal liegt. Auf demselben Niveau vereinigt sich das mediale Bündel mit dem lateralen Faserbündel (Fig. 1f—h). In diesem Faserdreieck liegen zwischen den einzelnen Neurofibrillen des Tractus bigemino-spinalis multianguläre, dunkelgefärbte Riesenzellen: der CAJAL'sche Nucleus Deiters (Fig. 1 h).

Der **Nucleus Deiters** liegt am rostralen Rand der Radix Nervi vestibularis. Nur wenige Fasern der Vestibulariswurzel sind in der Basis dieses Kernes zu finden. Der Nucleus Deiters wird medial durch den Nucleus triangularis begrenzt, an seiner dorsalen Spitze liegt der Nucleus piriformis, lateral zieht der Tractus

vestibulo-cerebellaris nach dorsal. An der Basis des Deiters-Dreiecks liegen der Tractus Deitero et bigemino-spinalis und zum Teil Fasern der caudalen (reptilientypischen) Radix Nervi facialis (Fig. 1g—i). (Die Radix Nervi facialis besteht bei allen Vögeln aus zwei Bündeln. Das caudale, reptilien-typische Bündel liegt ventral rostral der Radix Nervi vestibularis, Fig. 1d—e, das rostrale Bündel liegt ventral der Radix Nervi trigemini, Fig. 1h—l).

Der Tractus bigemino-spinalis, der den ganzen Deiters-Kern durchstrahlt, kann von den efferenten Fasern dieses Kernes nicht unterschieden werden. Als gemeinsames Bündel kreuzen der Tractus bigemino-spinalis und die Efferenzen aus dem Nucleus Deiters die letzten einstrahlenden Vestibularisfasern und biegen unmittelbar nach Verlassen des Nucleus Deiters nach caudal in Richtung Rückenmark ab. Dieses Faserbündel, das ich Tractus Deitero et bigemino-spinalis nennen will, zieht am oberen Rand der Formatio reticularis, dicht ventral der einstrahlenden Radix Nervi vestibularis und der Formatio vestibularis descendens, nach caudal (Fig. 1i—d). Weiter caudal splittert sich der Tractus Deitero et bigemino-spinalis nach medial ventral auf und nähert sich dem Fasciculus longitudinalis medialis (Fig. 1d—a). Aber erst im Rückenmark, ungefähr 2 mm caudal von Ebene 1 a, mündet er in den Fasciculus longitudinalis medialis. Die eben beschriebenen Fasern bilden den grösseren Teil der Efferenzen aus den Nuclei bigemini und dem Nucleus Deiters. Ferner ziehen efferente Fasern direkt in den Fasciculus longitudinalis medialis und lateral des Nucleus Nervi abducentis in die Formatio reticularis (Fig. 1h—i).

Nun wollen wir auf das caudal der einstrahlenden Vestibulariswurzel liegende Zellfeld und seine Nachbarkerne eingehen. Die **Formatio vestibularis descendens** hat ungefähr Dreieckform mit dorsal gerichteter Spitze (Fig. 1a—b). Dieses Zellfeld besitzt selbst keine Grenzen, sondern wird durch andere Kerne begrenzt, dorsal durch die Nuclei laminaris, magno-cellularis und triangularis, lateral durch die Radix Nervi vestibularis, medial durch den Fasciculus longitudinalis medialis und ventral durch den Tractus Deitero et bigemino-spinalis und die Radix Nervi glossopharyngici. Die Formatio vestibularis descendens ist dicht von verschiedensten, dünnen Neurofibrillen durchzogen. Neben kleineren treten in ihr auch einzelne grössere Zellen auf, die sich zu Zellnestern zusammenschliessen können.

Gegen rostral wird die Formatio vestibularis descendens durch die einstrahlende Radix Nervi vestibularis eingeengt (Fig. 1b—e). Charakteristisch für diesen rostro-medianen Ausläufer sind kleine bis sehr kleine Zellen, die dem Zelltypus des Nucleus triangularis sehr ähnlich sind. Nur durch die Fasern der Commissura cochlearis dorsalis (: dorsal arcuate fibers) sind der Nucleus triangularis und der rostro-mediane Ausläufer der Formatio vestibularis descendens getrennt; am rostralen Ende dieser Kommissur verschmelzen die beiden Kernbereiche (Fig. 1b—f).

Lateral der Formatio vestibularis descendens liegen die beiden **Nuclei vestibulares lateralis** und **medialis** (Fig. 1a—c) Sie sind zum grössten Teil von den Fasern der einstrahlenden Radix Nervi vestibularis umgeben. Der mediale Kern (m. LA.: 0,22 mm) mit dunkel gefärbten und eher grossen Zellen reicht weiter caudal als der laterale Kern (m. LA.: 0,25 mm), der aus kleinen, hellen Zellen besteht. Obwohl beide Kerne eng aneinander grenzen, verschmelzen sie nicht. Charakteristisch für beide Kerne sind feine, nach dorsal ziehende Neurofibrillen.

Der **Nucleus vestibularis dorsalis** (m. LA.: 0,35 mm) erscheint auf der dorsalen Spitze der Formatio vestibularis descendens (Fig. 1b—d). Seine Zelltypen gleichen denjenigen des Nucleus vestibularis medialis, d.h. sie sind eher gross und dunkel gefärbt. Somit kann der Nucleus vestibularis dorsalis von den Riesenzellen des Nucleus bigeminus medialis klar abgegrenzt werden, auch wenn die zwei Kerne sehr nahe aneinander grenzen (Fig. 1 d). Wie für die beiden Nuclei vestibulares medialis und lateralis sind auch für den Nucleus vestibularis dorsalis die feinen, nach dorsal ziehenden Neurofibrillen charakteristisch. Der Kern hat noch einen rostro-dorsalen Ausläufer, der direkt medial des Nulceus bigeminus medialis, bzw. dessen efferenten Faserzuges liegt (Fig. 1 e).

Im Gegensatz zur Formatio vestibularis descendens, die caudal der Radix Nervi vestibularis liegt, befindet sich die **Formatio quadrangularis** rostral und dorsal des einstrahlenden Vestibularis Nerven (Fig. 1d—m). Ihre caudalsten Zellen erscheinen zwischen dem Corpus restiforme und dem Nucleus bigeminus medialis, ventral des Nucleus cerebellaris lateralis superior (Fig. 1d—e). Auf der Ebene, da die Radix Nervi vestibularis in die Medulla oblongata eingestrahlt ist und nicht mehr mit dem Corpus restiforme kreuzt, erstreckt sich die Formatio quadrangularis lateral des Tractus vestibulo-cerebellaris nach ventral bis zur Radix trigemini descendens (Fig. 1e—g). Gleichzeitig dehnt sich die Formatio ebenfalls weit nach dorsal aus, umgibt den ventralen Teil des Nucleus cerebellaris lateralis superior und verschmilzt weiter rostral mit dessen dorsalen Teil (Fig. 1g—h). Schliesslich tritt sie mit dem basalen Teil des Nucleus cerebellaris internus in Verbindung und erreicht auf dieser Ebene ihren maximalen Umfang (Fig. 1 i). Nach Verschwinden des Nucleus Deiters und des Tractus bigemino-spinalis verschmilzt die Formatio quadrangularis ventral mit dem Nucleus triangularis (Fig. 1 k). Sie liegt nun zwischen dem Corpus restiforme und dem nach ventral ziehenden Pedunculus cerebellaris superior. Ventral wird sie begrenzt durch die einstrahlende Radix Nervi trigemini und das rostrale Bündel der Radix Nervi facialis (Fig. 1k—l). Die rostralsten Zellen der Formatio quadrangularis liegen zwischen dem Tractus cerebello-bulbaris, dem Nucleus sensibilis Nervi trigemini und dem Pedunculus cerebellaris superior (Fig. 1l—m).

Ein einheitlicher Zelltypus ist in der Formatio quadrangularis nicht zu finden, im Gegenteil: Grösse und Form der Zellen variieren sehr stark. Vom caudalen

Ende bis zur Ebene des Nucleus Deiters befinden sich in der ventro-lateralen Ecke dieses Zellgebietes, unmittelbar dorsal der einstrahlenden Vestibularis-Fasern, einzelne zerstreute, multianguläre Riesenzellen. Sie stehen aber weder mit den Nuclei bigemini, noch mit dem Nucleus Deiters in direkter Beziehung (Fig. 1d—h). Im ventro-medialen Bereich der Formatio quadrangularis treten mittelgrosse, dunkelgefärbte Zellen konzentrierter auf: die vestibulo-cerebellären Zellen (Nucleus vestibulo-cerebellaris nach CAJAL). Sie befinden sich vor allem zwischen den Fasern und in der Nähe des Tractus vestibulo-cerebellaris; gegen rostral aber können sie sich im ganzen ventralen Bereich der Formatio quadrangularis zu Zellnestern zusammenschliessen, z.B. auch medial des Nucleus piriformis (Fig. 1f—k). Ferner erkennen wir, dass die Formatio quadrangularis dorsal des Nucleus piriformis und des ventralen Teiles des Nucleus cerebellaris lateralis superior aus auffällig kleinen, spindelförmigen bis triangulären Zelltypen besteht, die mit dem basalen Teil des Nucleus cerebellaris internus verschmelzen (CRAIGIE bezeichnet diesen kleinzelligen Bereich als Nucleus Bechterew und nur den ventralen, eher grösser- und gemischtzelligen Bereich der Formatio quadrangularis als Nucleus quadrangularis).

Durch die Formatio quadrangularis ziehen viele Fasern mit feinen Neurofibrillen, die ich nicht näher analysieren kann. Ein Faserzug aber ist sehr auffällig: der Pedunculus olivaris. Nach BARTELS ist dieses Faserbündel von der Formatio quadrangularis (BARTELS' Nucleus pedunculo-olivaris) her zur Oliva superior efferent. Bei *Strix aluco* kann ich aber nachweisen, dass der Pedunculus olivaris seinen Ursprung nicht in der Formatio quadrangularis, sondern im Nucleus angularis pars medialis hat und diesen mit der Oliva superior verbindet (siehe Kapitel VII 2 a). Die gut erkennbaren Neurofibrillen des Pedunculus olivaris ziehen entlang dem Corpus restiforme nach ventral, rostral der Radix Nervi vestibularis. Zu einzelnen Bündeln zusammengeschlossen durchqueren sie die Radix Nervi trigemini descendens und erreichen so die Oliva superior (Fig. 1f—h).

Noch zwei vestibuläre Kerne haben wir bis jetzt vernachlässigt: den Nucleus piriformis und tangentialis. Dieser Kern darf nicht verwechselt werden mit den kleinen bis mittelgrossen Zellen, die zerstreut in der ganzen Breite der einstrahlenden Radix Nervi vestibularis liegen. Der **Nucleus tangentialis** besteht aus eher kleinen, rundlich bis ovalen und sehr dunkelgefärbten Zellen. Er befindet sich ganz peripher zwischen den Fasern der einstrahlenden Radix Nervi vestibularis, bzw. in der Kreuzung von vestibulären Fasern mit dem Corpus restiforme (Fig. 1 b—e).

Nach CAJAL gibt der Nucleus tangentialis ein aus feinen Neurofibrillen bestehendes Faserbündel nach medial dorsal ab: den Tractus vestibulo-cerebellaris (entlang diesem Faserzug konzentrieren sich, wie erwähnt, die vestibulo-cerebellären Zellen). Gegen rostral bildet er die laterale Grenze des

Nucleus Deiters und endet teilweise im Nucleus piriformis, teilweise ziehen seine Fasern direkt ins Cerebellum (Fig. 1 d—k).

Der **Nucleus piriformis** (m. LA.: cirka 0,45 mm) liegt dicht an der Ventrikelkante, zwischen dem nach ventral ziehenden Pedunculus cerebellaris superior und dem medialen Bündel des Tractus bigemino-spinalis, bzw. gegen rostral auf der dorsalen Spitze des Nucleus Deiters (Fig. 1 f—i). Seine Zellen sind eher klein und im allgemeinen spindelförmig bis quadrangulär. Das rostrale Ende des Nucleus piriformis besteht aus einzelnen zerstreuten Zellen zwischen den Fasern des Tractus vestibulo-cerebellaris. Diese rostralen Piriformis-Zellen sind kaum gegen die Formatio quadrangularis und den Nucleus triangularis abgrenzbar (Fig. 1 i—k). (Der Nucleus piriformis erscheint rostral des vorderen Endes des Nucleus vestibularis dorsalis, von diesem getrennt durch das mediale Bündel des Tractus bigemino-spinalis, Fig. 1 e—f. Es besteht somit sicher kein Zusammenhang zwischen diesen zwei Kernen, die von SANDERS beide als Nucleus piriformis bezeichnet wurden, siehe auch Tabelle 1.)

Erwähnen will ich noch den kleinen Kern im Corpus restiforme, den CAJAL als Nucleus corporis restiforme bezeichnet (Fig. 1 i). Er befindet sich ungefähr auf der Höhe des rostralen Endes des Nucleus Deiters und besteht aus eher kleinen und hellgefärbten, Formatio quadrangularis-ähnlichen Zellen.

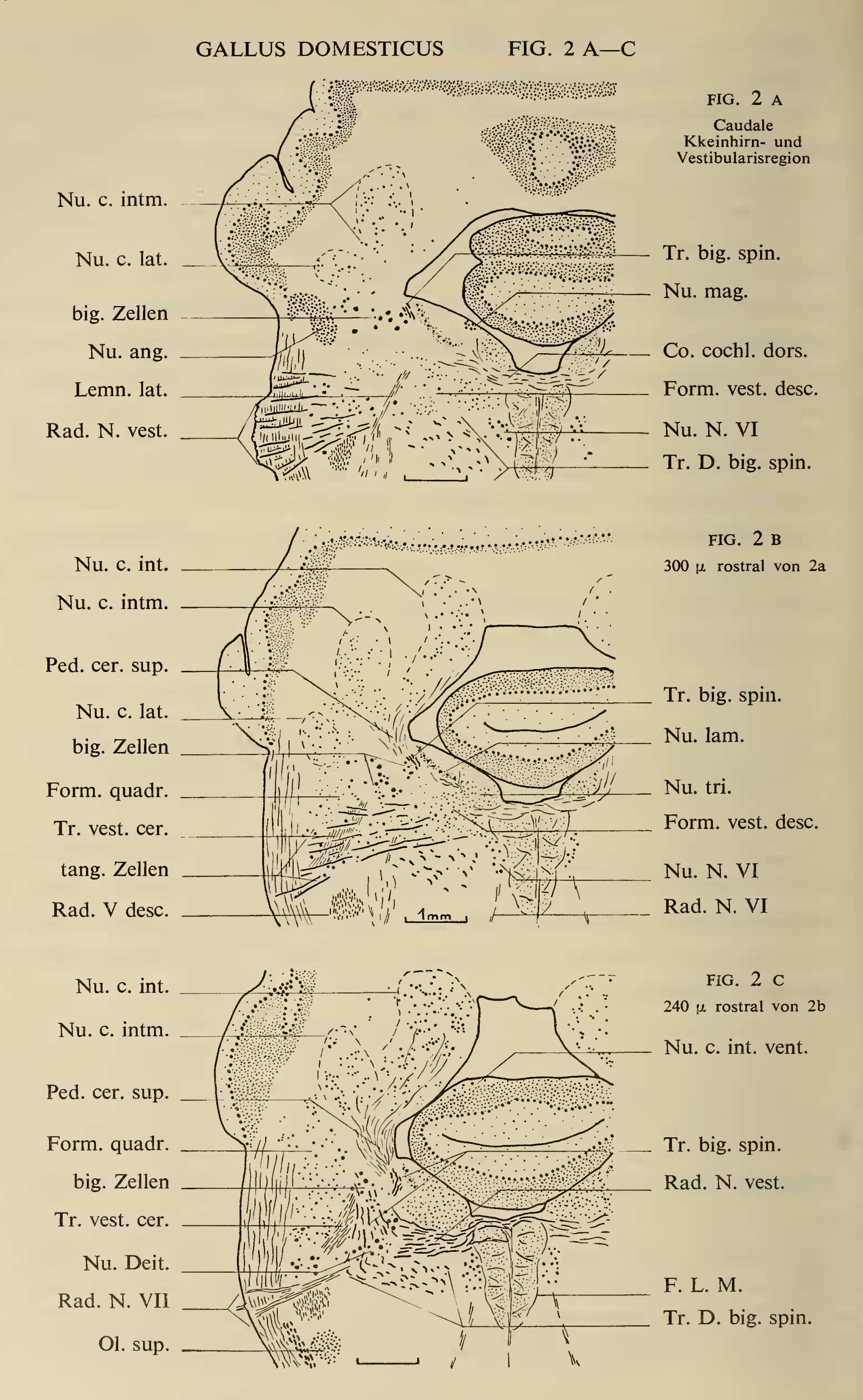
IV. DARSTELLUNG DER KERNVERHÄLTNISSE BEI EINER NIEDERDIFFERENZIERTEN FORM: *GALLUS DOMESTICUS*

Turdus merula, das sei hier vorweggenommen, erreicht innerhalb der untersuchten Formen die höchste Stufe in der Ausdifferenzierung der Kleinhirn- und Vestibulariskerne. Im folgenden Kapitel will ich dieser Form nun *Gallus domesticus* als Vertreter mit einfach ausgebildeten Kleinhirn- und Vestibulariskernen gegenüberstellen.

1. KLEINHIRNKERNE

Auch bei *Gallus* können wir einen Nucleus cerebellaris internus von einem Nucleus cerebellaris intermedius unterscheiden. Wie bei *Turdus* sind die beiden Kerne in rostro-caudaler Richtung gegeneinander verschoben. Der Nucleus cerebellaris intermedius (m. LA.: 1,4 mm) überragt den Nucleus cerebellaris internus (m. LA.: 1,9 mm) um cirka 0,5 mm nach caudal, während dieser fast 1 mm weiter rostral reicht als der Intermedius-Komplex. Jedoch im Gegensatz zu *Turdus* sind die beiden Kleinhirnkerne von *Gallus* nicht in einzelne Teile aufgelöst, d.h. sie weisen keine Faltenbildung auf, sondern stellen kugelförmige bis elipsoide Gebilde dar. Die Zellen der Kleinkirnkerne sind somit nicht wie bei

GALLUS DOMESTICUS FIG. 2 A—C



Turdus stark konzentriert, sondern liegen relativ locker zwischen den Fasern zerstreut (vergleiche Fig. 1 mit Fig. 2).

Der Nucleus cerebellaris internus stellt, wie erwähnt, ein ungefähr kugelförmiges Gebilde dar (Fig. 2 b—e). Nur auf dem Niveau seines maximalen Umfanges ist in seinem Inneren eine schwache Spaltung erkennbar, die durch den ausziehenden Tractus cerebello-bulbaris bedingt wird (vergleiche Fig. 2 d und 2 e). Diese nur schwach wahrnehmbare Spaltung ist somit nicht vergleichbar mit der nach ventro-lateral offenen Spange der *Passeriformes*. Histologisch weist der Kern kaum eine Differenzierung auf. Die verschiedenen Zelltypen sind fast regellos miteinander vermischt. Wie bei *Turdus* hat der Pedunculus cerebellaris superior seinen Ursprung in der caudalen Hälfte des Internus-Komplexes (Fig. 2 b—d), zieht ipsilateral in die Medulla oblongata und kreuzt im Fasciculus longitudinalis medialis (Fig. 2 e). Der Tractus cerebello-bulbaris zieht aus der rostralen Hälfte des Nucleus cerebellaris internus, kreuzt total im Kleinhirn und verschmilzt dann vollkommen mit dem Corpus restiforme (Fig. 2 e).

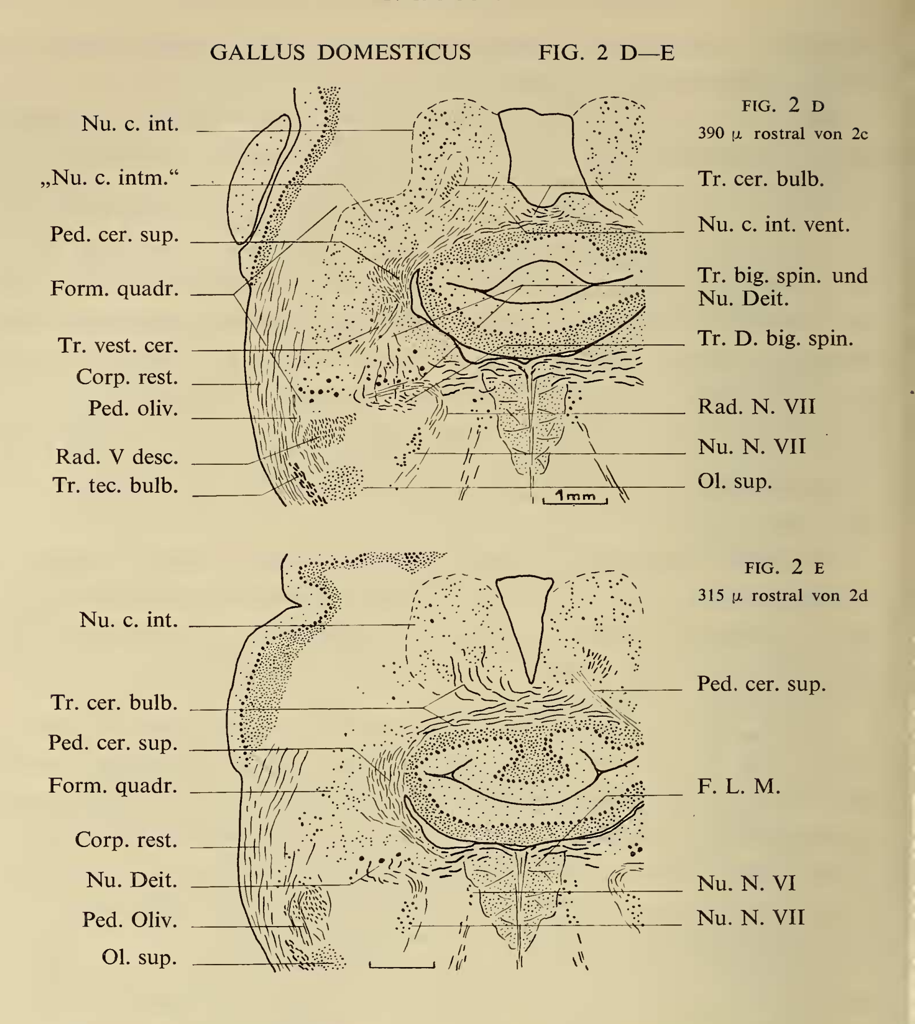
Auch bei *Gallus* finden wir einen Nucleus cerebellaris internus ventralis, der an seinem caudalen Ende durch den Kleinhirnventrikel vom Internus-Hauptkomplex getrennt liegt (Fig. 2 c). Doch im Gegensatz zur Situation von *Turdus* verschmilzt dieser Kern gegen rostral mit dem Hauptkomplex des Nucleus cerebellaris internus (Fig. 2 d—e).

Der Nucleus cerebellaris intermedius ist caudal klar als Kern erkennbar (Fig. 2 a—b). An seinem rostralen Ende aber verschmilzt er immer stärker mit dem Nucleus cerebellaris internus (Fig. 2 c) und wird zur breiten Verbindungsbrücke zwischen diesem und der Formatio quadrangularis (Fig. 2 d). Wie bei *Turdus* treten auch bei *Gallus* im Nucleus cerebellaris intermedius nicht so grosse Zellen auf wie im Nucleus cerebellaris internus. Wie dieser ist der Intermedius Ursprung des Pedunculus cerebellaris superior.

Bei *Gallus* ist nur ein Nucleus cerebellaris lateralis vorhanden, der aber nicht klar vom Nucleus cerebellaris intermedius abgrenzbar ist, d.h. mit diesem immer in Zellverbindung steht. In Fig. 2 a entspricht der Nucleus cerebellaris lateralis seiner Lage nach dem Nucleus cerebellaris lateralis inferior von *Turdus*. Gegen rostral dehnt sich der Kern nach ventral aus und ist in der Ebene von Fig. 2 b mit dem Nucleus cerebellaris lateralis superior von *Turdus* vergleichbar. Weiter rostral verschmilzt der Nucleus cerebellaris lateralis vollkommen mit der Formatio quadrangularis, bzw. wird zur Verbindungsbrücke zwischen dieser und dem Nucleus cerebellaris intermedius.

2. Vestibulariskerne

Wie bei *Turdus*, so finden wir auch in der Vestibularisregion von *Gallus* die beiden Zellfelder Formatio vestibularis descendens und Formatio quadrangularis.



Diese, wie auch der Nucleus Deiters, nehmen bei *Gallus* die gleiche Lage ein wie bei *Turdus*.

Bei *Gallus* sind aber keine Nuclei bigemini auffindbar; an der entsprechenden Stelle liegen nur zerstreute Bigeminus-Riesenzellen, die sich lokal zu Zellnestern konzentrieren, so vor allem am caudalen Ende der Bigeminus-Region. Diese zwischen dem Nucleus angularis und laminaris konzentrierten Riesenzellen entsprechen somit dem Nucleus bigeminus lateralis von *Turdus*. Bemerkenswert ist die Tatsache, dass aus diesen caudalen Bigeminus-Zellen ein kleines Bündel dicker Neurofibrillen nach medial und entlang der dorsalen Laminaris-Kante nach rostral zieht: Das Homologon des medialen Bündels des Tractus bigemino-spinalis von *Turdus* (vergleiche Fig. 2 a—b mit Fig. 1 a—f). Am rostralen Ende der Bigeminus-Region zieht ein mächtiges Faserbündel nach ventral und

etwas rostral. Diese Hauptkomponente des Tractus bigemino-spinalis stellt das Homologon des lateralen Bündels des Tractus bigemino-spinalis von *Turdus* dar (Fig. 2 c). Das laterale und mediale efferente Faserbündel aus den Bigeminus-Zellen vereinigen sich gegen rostral, fächern sich nach ventral auf und bilden wie bei *Turdus* das Faserdreieck des Nucleus Deiters (Fig. 2 c—d).

Die Lage des Nucleus Deiters enstpricht genau derjenigen von *Turdus* (vergleiche Fig. 2 c—d mit Fig. 1 g—i). Er befindet sich rostral der einstrahlenden Radix Nervi vestibularis. Seine Riesenzellen werden nach medial durch den Nucleus triangularis begrenzt, lateral zieht der Tractus vestibulo-cerebellaris nach dorsal, ventral mündet das caudale (reptilientypische) Bündel der Radix Nervi facialis in die Medulla oblongata. Bei *Gallus* treten der Nucleus Deiters und die Nuclei bigemini in lockere Zellverbindung, im Gegensatz zu *Turdus*, wo diese beiden Kernregionen eindeutig gegeneinander abgrenzbar sind (Fig. 2 c). Die efferenten Fasern des Nucleus Deiters verschmelzen mit dem Tractus bigemino-spinalis und biegen als gemeinsamer Faserzug nach caudal gegen das Rückenmark ab (Tractus, Deitero et bigemino-spinalis, Fig. 2 d—a).

Die Formatio vestibularis descendens liegt wie bei *Turdus* caudal der Radix Nervi vestibularis (vergleiche Fig. 2 a mit Fig. 1 a). Der kleinzellige, medio-rostrale Ausläufer dieses Zellfeldes verschmilzt sehr deutlich mit dem Nucleus triangularis (Fig. 2 b). Doch die bei *Turdus* nachgewiesenen Nuclei vestibulares medialis, lateralis und dorsalis sind bei *Gallus* nicht ausgebildet.

Auch die Formatio quadrangularis nimmt dieselbe Lage ein wie bei *Turdus*, sie liegt rostral dorsal der Radix Nervi vestibularis (vergleiche Fig. 2 b—e mit Fig. 1 d—m). Auf der Ebene ihres maximalen Umfanges verschmilzt sie sehr breit mit den Nuclei cerebellares intermedius und internus, während die Formatio quadrangularis von *Turdus* nur in schmaler Zellverbindung mit dem Nucleus cerebellaris internus steht (vergleiche Fig. 2 d mit Fig. 1 i). Eine histologische Unterscheidung in einen dorsalen, kleinzelligen und einen ventralen, gemischt-zelligen Bereich ist in der Formatio quadrangularis von *Gallus* nicht möglich. Die vestibulo-cerebellären Zellen treten nicht wie bei *Turdus* in der Nähe des Tractus vestibulo-cerebellaris konzentrierter auf, sondern sind zerstreut in der ganzen Formatio quadrangularis zu finden. Auch bei *Gallus* finden wir den Pedunculus olivaris, der zur Oliva superior zieht (Fig. 2 d—e); ein Nucleus corporis restiforme aber kann nicht festgestellt werden.

Ein Nucleus tangentialis existiert nicht, sondern nur in Fasern der Radix Nervi vestibularis eingestreute Tangentialis-Zellen. Sie sind teilweise nur schwer oder kaum von den überall zwischen den Fasern der Vestibulariswurzel liegenden Zellen zu unterscheiden. Den zerstreuten Tangentialis-Zellen entsprechend ist auch der Tractus vestibulo-cerebellaris kein konzentriertes Bündel wie bei *Turdus*, doch sind seine zerstreuten Fasern deutlich erkennbar (Fig. 2 b—d). Gegen dorsal splittern sich die Fasern des Tractus vestibulo-cerebellaris immer

mehr auf, ohne eine bestimmte Region aus der Formatio quadrangularis abzuheben. Ein Nucleus piriformis ist bei *Gallus* somit nicht vorhanden.

Nachdem wir einen Vertreter mit einfachen Kleinhirn- und Vestibulariskernen genau analysiert haben, ist es uns möglich, an der bestehenden Literatur über *Gallus*, *Columba* usw. einige Korrekturen anzubringen.

Der in der Arbeit von YAMAMOTO, OHKAWA und LEE (1957) beschriebene Nucleus lateralis ist mit meinem Nucleus cerebellaris intermedius identisch, der Nucleus interpositus mit meinem Nucleus cerebellaris internus. (Dies trifft nicht zu für ihre Fig. 1, die ungefähr meiner Fig. 2 a entspricht). Der Nucleus medialis in Fig. 2—6 von YAMAMOTO ist meinem Nucleus cerebellaris internus ventralis gleichzusetzen (Fig. 7 ist ungefähr identisch mit meiner Fig. 2 e).

Aus den Fotografien von YAMAMOTO wird ersichtlich, dass die Zellkernbegrenzungen in der Arbeit von SHIMAZONO (1912) zu kräftig eingezeichnet sind. SHIMAZONOS Fig. 18 entspricht ungefähr meiner Fig. 2 d. Sein ventraler Bereich des Nucleus lateralis ist mit meiner Formatio quadrangularis, der dorso-mediale Bereich des Nucleus lateralis mit meinem Nucleus cerebellaris internus identisch. Das dazwischen liegende Stück seines Nucleus lateralis stellt die Verbindungsbrücke zwischen Formatio quadrangularis und Internus-Komplex dar, entspricht also meinem Nucleus cerebellaris intermedius (vergleiche Fig. 18 rechte Seite mit meiner Fig. 2 c). SHIMAZONOS Nucleus medialis auf Fig. 11—12 ist meinem Nucleus cerebellaris internus ventralis gleichzusetzen. Anmerken will ich noch, dass sein Nucleus Deiters meinen Bigeminus-Zellen entspricht, den eigentlichen Nucleus Deiters nach CAJAL (1908) hat SHIMAZONO somit nicht beschrieben.

An dieser Stelle will ich auch auf die Arbeit von BARTELS (1925) nochmals eingehen, und zwar auf seine Untersuchungen an Formen mit einfachen Kleinhirn- und Vestibulariskernen. Nur bei *Columba* auf Abb. 39 erkennt BARTELS den eigentlichen Nucleus Deiters. Sehr deutlich sehen wir auf diesem Foto die multiangulären Riesenzellen (helle, weisse Blasen) zwischen dem Faserdreieck des Tractus bigemino-spinalis. BARTELS bezeichnet den Kern als Nucleus Deiters ventralis, setzt somit den CAJAL'schen Nucleus Deiters gleich den bei *Passeriformes* zwischen der einstrahlenden Radix Nervi vestibularis liegenden Kernen (: Nuclei Deiters ventrales medialis und lateralis nach BARTELS, gleich Nuclei vestibulares medialis und lateralis, siehe Tabelle 1). Dass der Nucleus Deiters nach CAJAL nicht verwechselt werden darf mit den Nuclei vestibulares, darauf brauche ich hier nicht mehr einzugehen.

Ferner erkennen wir auf den Fotografien von BARTELS, dass *Buteo* (Abb. 28), *Columba* (Abb. 37) und *Anas* (Abb. 40) wie *Gallus* keine Nuclei bigemini (: Nuclei Deiters dorsales nach BARTELS), sondern nur zerstreute Bigeminus-Riesenzellen aufweisen.

Erwähnen will ich noch, dass der BARTELS'sche Nucleus oralis von *Buteo* (Abb. 32), *Columba* (Abb. 39) und *Anas* (Abb. 43-44) nicht identisch ist mit dem

Nucleus piriformis, wie das für *Alauda* und *Nucifraga* gilt (siehe Tabelle 1); der Nucleus piriformis von *Buteo* usw. entspricht einem dorsalen oder rostralen Bereich der Formatio quadrangularis. Wie schon im Kapital II nachgewiesen, sind aber die Nuclei oralis und pedunculo-olivaris von BARTELS so unklar beschrieben worden, dass ich auf eine genauere Auseinandersetzung, was diese zwei Kerne betrifft, verzichten will.

3. ZUSAMMENFASSUNG

Nachdem wir die Kernverhältnisse von *Turdus* mit denjenigen von *Gallus* verglichen haben, wollen wir die wichtigsten Ergebnisse zusammenstellen. Die Nuclei cerebellares internus und intermedius von *Turdus* sind in verschiede Teile aufgelöst, sie weisen Faltenbildung auf. Durch Lagebeziehung und Faserverbindungen (Tractus cerebello-bulbaris und Pedunculus cerebellaris superior) können bei *Gallus* die homologen Kerne als einfache und ungefaltete Zellbezirke festgestellt werden. Auch für die Nuclei cerebellares laterales inferior und superior von *Turdus* kann das Homologon bei *Gallus* gefunden werden: der Nucleus cerebellaris lateralis. Doch handelt es sich dabei nicht um einen selbständigen Kern, sondern um eine ventro-laterale Ausbuchtung des Nucleus cerebellaris intermedius.

In der Vestibularisregion lassen sich die Formatio vestibularis descendens und Formatio quadrangularis von *Gallus* und *Turdus* eindeutig homolog setzen. Jedoch sind die bei *Turdus* nachgewiesenen Kerne: Nuclei vestibulares medialis, lateralis und dorsalis, sowie der Nucleus piriformis, bei *Gallus* nicht auffindbar. An Stelle der Nuclei bigemini und des Nucleus tangentialis von *Turdus* sind bei *Gallus* nur zerstreute Bigeminus- und Tangentialis-Zellen vorhanden.

Aus diesen Tatsachen wollen wir folgende Regel herleiten, die aber erst noch an weiteren Untersuchungen erhärtet werden muss: Bei Formen mit einfachen, d.h. ungefalteten Kleinhirnkernen sind in der Vestibularisregion die Kerne und Zellfeder nur schwach ausdifferenziert, während Formen mit Faltenbildung in den Kleinhirnkernen auch eine stark in Kerne aufgegliederte Vestibularisregion aufweisen. Mit anderen Worten: Kleinhirn- und Vestibulariskerne sind in ihrer Differenzierung voneinader abhängig (vergleiche die Ergebnisse von BARTELS 1925 in seinen Abb. 51 und 52).

V. ORDNUNGEN MIT GEFALTETEN KLEINHIRNKERNEN

Nachdem wir zwei Formen mit sehr unterschiedlich ausdifferenzierten Kernverhältnissen genau dargestellt haben (Kapitel III und IV), drängt sich nun die Frage auf, welche Arten innerhalb der Vögel Faltenbildung in den Kleinhirn-

kernen aufweisen wie *Turdus* und welche Formen zeigen ähnliche Kernverhältnisse wie *Gallus*. Vorerst beschränken wir uns aber auf Ordnungen mit ausschliesslich gefalteten Kleinhirnkernen.

1. Passeriformes (Singvögel)

Neben *Turdus merula* habe ich weitere fünf Arten der Singvögel untersucht, um die Variationsbreite in der Kernausbildung innerhalb der Passerinen erfassen zu können. Dabei wollen wir *Turdus* als höchst differenzierter Form zuerst *Parus major* gegenüberstellen, einen Vertreter mit geringer Faltenbildung in den Kleinhirnkernen und weniger stark ausdifferenzierter Vestibularisregion. Nur anhangsmässig werde ich dann einige charakteristische Merkmale der übrigen von mir untersuchten Passeriformen hervorheben.

a) *Parus major* (Kohlmeise)

Wie bei *Turdus* finden wir auch bei *Parus* vier Kleinhirnkerne und innerhalb der beiden gefalteten Kerne, Nuclei cerebellares internus und intermedius, dieselben Teile wie bei *Turdus*. Nur sind die einzelnen Teile von *Parus* lagemässig etwas verschoben, vor allem aber liegen sie dichter zusammen und verschmelzen breiter miteinander als bei *Turdus*, d.h. die Kleinhirnkerne von *Parus* sind weniger stark gefaltet als diejenigen von *Turdus*.

Betrachten wir wie bisher zuerst den Nucleus cerebellaris internus. Nicht der dorsale Teil wie bei *Turdus*, sondern der mediale reicht am weitesten caudal. Erst 100 Mikron weiter rostral tritt der dorsale Teil auf, der kurz nach seinem Erscheinen breit mit dem basalen verschmilzt (bei *Turdus* tritt das Zwischenstück in geringe Zellverbindung mit dem basalen Teil, Fig. 1 h). Wie bei *Turdus* finden wir auch bei *Parus* einen spindelzelligen Teil, der sich aber kurz nach seinem Erscheinen mit dem medialen Komplex verbindet.

Die nach ventro-lateral offene Spange, d.h. die Verschmelzung von dorsalem, spindelzelligem und medialem Teil, ist bei *Parus* auf eine Distanz von cirka 80-100 Mikron zu erkennen, wobei die einzelnen Kernbereiche breiter miteinander verbunden sind als bei *Turdus*. Diese Spange verschmilzt gegen rostral zu einer Platte, die unregelmässig durch efferente Fasern in einzelne Zellinseln zerklüftet wird (auf Fig. 1 h ist der Raum zwischen Zwischenstück, bei *Parus* kaum erkenntlich, spindelzelligem und medialen Teil mit Zellen ausgefüllt zu denken).

Gegen rostral erkennen wir die bei *Turdus* als lateralen und medio-rostralen Teil beschriebenen Bezirke. Zwischen ihnen liegt die nach dorsal offene Bucht, die bei *Parus* aber nicht so klar ausgebildet ist wie bei *Turdus* (Fig. 1 l). Ein Hilus im lateralen Teil ist nicht auffindbar.

Bei *Parus* finden wir in entsprechenden Teilen des Nucleus cerebellaris internus ungefähr die gleichen Zelltypen wie bei *Turdus*, jedoch sind die Unterschiede in Zellgrösse und -form nicht so klar ausgeprägt wie bei *Turdus*.

Der Nucleus cerebellaris intermedius besteht aus einem dorsomedialen une einem ventro-lateralen Teil, die aber nicht so scharf gegeneinander abgrenzbar sind wie bei *Turdus*. Der ventro-laterale Teil weist eine ventrale Bucht auf, doch ist diese verhältnismässig kleiner und weist nicht so klare Konturen auf wie bei *Turdus*. Auch ein ventro-medialer Teil kann gefunden werden, der gegen rostral unregelmässig von Fasern unterteilt wird.

Im Gegensatz zu *Turdus* steht der Appendix falciformis von *Parus* nicht nur mit dem ventro-lateralen Teil, sondern auch mit dem dorso-lateralen Teil des Nucleus cerebellaris intermedius in Verbindung. Gegen rostral wächst der Appendix falciformis in Richtung des Nucleus cerebellaris internus, er verschmilzt aber nicht mit dem medialen Teil wie bei *Turdus*.

Die beiden Nuclei cerebellares laterales inferior und superior können auch bei *Parus* wieder gefunden werden. Doch ist die Trennung in einen dorsalen und ventralen Teil im Lateralis inferior kaum möglich, im Lateralis superior verschwindet kurz nach der Spaltung der kleine ventrale Teil.

Wie bei *Turdus* löst sich der Nucleus cerebellaris lateralis inferior gegen rostral in einzelne zerstreute Zellen auf, die teilweise mit dem Appendix falciformis, teilweise mit dem Nucleus cerebellaris lateralis superior in Verbindung treten und schliesslich sehr deutlich mit dem Nucleus cerebellaris intermedius (mit dessen lateralen, umgekehrten V-Schenkel) verschmelzen. Der Nucleus cerebellaris lateralis superior liegt an seinem rostralen Ende sehr nahe beim Nucleus cerebellaris intermedius und geht dann deutlich in die Formatio quadrangularis über.

Auf die Vestibularisregion von *Parus* brauche ich nicht näher einzugehen, da sie ähnlich ausdifferenziert ist wie diejenige von *Turdus*. Auf die geringen Unterschiede will ich nur kurz hinweisen. Der Nucleus bigeminus medialis besteht caudal deutlich aus zwei Teilen, die Zellen gleicher Grösse und Form besitzen (: BARTELS' Nuclei Deiters dorsalis superior medialis und dorsalis medialis, siehe auch Tabelle 1). Gegen rostral verschmelzen die beiden Teile vollkommen miteinander. Die Nuclei vestibulares medialis und lateralis grenzen sehr nahe aneinander und sind in ihrem Zelltypus nicht oder kaum voneinander zu unterscheiden. Wie der Nucleus vestibularis dorsalis sind sie an den feinen, nach dorsal ziehenden Neurofibrillen erkennbar.

In der Formatio quadrangularis treten zerstreut überall vestibulo-cerebelläre Zellen auf und sind nicht wie bei *Turdus* auf den Tractus vestibulo-cerebellaris konzentriert. Ferner besteht bei *Parus* nur ein kleiner, eher rostral und dorsal gelegener Bereich der Formatio quadrangularis aus einheitlich kleinen Zellen: ihre Verschmelungszone mit dem Nucleus cerebellaris internus. Ein Nucleus

corporis restiforme kann bei *Parus* nicht gefunden werden, wohl aber eine laterale Auswölbung der Formatio quadrangularis ins Corpus restiforme auf dem Nievau des Nucleus Deiters (lagemässige Entsprechung des Nucleus corporis restiforme von *Turdus*).

b) *Corvus corone* (Rabenkrähe)

Die Kleinhirnkerne von *Corvus* sind mit geringen Modifikationen gleich wie diejenigen von *Turdus*. Doch ist der Hilus im Nucleus cerebellaris internus nicht scharf gegen die Zellwand des lateralen Teiles abgrenzbar. Ferner tritt der dorsomediale Teil im Nucleus cerebellaris intermedius am rostralen Ende in lockere Zellverbindung mit dem ventro-lateralen Tril, die zwei Teile sind also nicht wie bei *Turdus* klar gegeneinander abgrenzbar (vergleiche aus *Parus*). Die Spaltung im Nucleus cerebellaris lateralis inferior in einen vetralen und dorsalen Teil ist nicht so deutlich erkennbar wie bei *Turdus*. Diese drei Beispiele sollen zeigen, dass die Kleinhirnkerne von *Corvus* etwas weniger gut ausdifferenziert sind als bei *Turdus*.

Trotz der gut ausgeprägten Faltenbildung liegen die Zellen in den Kleinhirnkernen von *Corvus* nicht so dicht wie bei *Turdus* und *Parus*, eine Tatsache, die im Widerspruch zum Phänomen der Faltenbildung steht (siehe Definition der Faltenbildung). Auf dieses Problem werde ich im Schlusskapitel: „Versuch einer Deutung“ nochmals zurückkommen.

In der Vestibularisregion liegen die Nuclei bigemini medialis und lateralis hintereinander und sind nie auf derselben Ebene zu sehen, während z.B. bei *Passer* das rostrale Ende dieser zwei Kerne auf derselben Schnittebene liegt (vergleiche Fig. 1 a—e). Von den Vestibulariskernen ist noch der Nucleus piriformis erwähnenswert. Er liegt nicht wie bei *Turdus* an der Spitze des Nucleus Deiters, sondern erscheint erst, wenn dieser Kern gegen rostral hin verschwindet. Der Nucleus piriformis von *Corvus* ist somit stark nach rostral verschoben und reicht bis fast ans vorderste Ende der Formatio quadrangularis.

c) *Passer domesticus* (Haussperling)

Die Kernverhältnisse von *Passer* sind sehr ähnlich wie bei *Turdus* und *Corvus*. Nur kurz will ich einige geringe Modifikationen in der Ausdifferenzierung der Kleinhirnkerne darstellen. Bei *Passer* wie auch bei *Corvus* verschmilzt der dorsale Teil des Nucleus cerebellaris internus mit dem basalen Teil, während bei *Turdus* erst das Zwischenstück mit dem basalen Teil in Zellverbindung tritt (vergleiche auch *Parus*). Zudem ist der basale Teil von *Passer*, wie auch derjenige von *Corvus*, breiter mit der Formatio quadrangularis verbunden als bei *Turdus*. Der Hilus von *Passer* ist nicht so gut ausdifferenziert wie bei *Turdus* und *Corvus*. Im Gegensatz zu *Corvus* und *Parus* ist im Nucleus cerebellaris intermedius der dorso-

mediale Teil bis an sein rostrales Ende klar vom ventro-lateralen Teil zu trennen (vergleiche *Turdus*). Der Appendix falciformis von *Passer* wird durch Fasern stark in einzelne Zellinseln oder vollkommen zerstreute Zellen aufgelöst. Erst gegen rostral wird er zu einem kleinen, kompakten Zellbezirk am Ventrikelrand. Wie bei *Corvus* und *Parus* verschmilzt auch der Appendix falciformis von *Passer* nicht mit dem medialen Teil des Nucleus cerebellaris internus.

Zwischen der Vestibularisregion von *Passer* und *Turdus* kann ich keine Unterschiede feststellen.

d) *Muscicapa striata* (Grauschnäpper)

Die Kleinhirn- und Vestibulariskerne von *Parus* und *Muscicapa* sind so ähnlich, dass ich auf die geringen Modifikationen nicht näher eingehen will.

e) *Delichon urbica* (Mehlschwalbe)

An Hand von zwei Beispielen will ich zeigen, dass die Kleinhirnkerne von Delichon innerhalb der untersuchten Passeriformen die schwächste Faltenbildung aufweist. Caudal bilden der dorsale und basale Teil des Nucleus cerebellaris internus eine einheitliche Zellsäule, von welcher der basale Zellbereich erst getrennt wird, wenn gegen rostral der dorsale Teil mit dem medialen zum medio-rostralen Komplex verschmilzt, ein Zwischenstück ist bei *Delichon* somit nicht vorhanden (vergleiche auch *Parus*). Die ventrale Bucht im Nucleus cerebellaris intermedius ist nur schwach ausgebildet und konnte nur erkannt werden, weil bereits andere Passeriformen untersucht worden waren.

Auch die Vestibularisregion von *Delichon* ist weniger ausdifferenziert als bei *Parus*. Die beiden Nuclei vestibulares medialis und lateralis sind nicht leicht zu finden und sind nicht klar als zwei Kerne erkennbar. Der Nucleus piriformis befindet sich in ähnlich rostraler Lage wie bei *Corvus*, zudem ist er nur schwer gegen die umliegende Formatio quadrangularis abgrenzbar.

f) *Zusammenfassung*

Auf Grund der Untersuchungen an *Turdus*, *Corvus*, *Passer*, *Parus*, *Muscicapa* und *Delichon*, Vertretern sechs verschiedener Familien der *Passeriformes* (genauer: Unterordnung *Passeres)*, glaube ich folgende Aussagen machen zu dürfen: Die Nuclei cerebellares internus und intermedius der *Passeriformes* sind in lagemässig gleiche Teile aufgelöst, d.h. es kann ein Grundplan für die Faltenbildung der Singvögel gefunden werden, wir sprechen von einem **passeriformen Faltentypus.** Innerhalb der Singvögel stellen wir aber Modifikationen fest, die uns erlauben von stärkerer, bzw. schwächerer Faltenbildung in den Kleinhirnkernen zu sprechen. *Turdus*, *Corvus* und *Passer* weisen stark gefaltete Kleinhirnkerne auf, worunter wir verstehen, dass die verschiedenen Teile der Nuclei cere-

bellares internus und intermedius ziemlich isoliert liegen und nur durch schmale Zellbrücken miteinander in Verbindung stehen. Dagegen können Kleinhirnkerne, deren einzelne Teile kompakt beisammen liegen und breit miteinander verschmelzen, als schwach gefaltet bezeichnet werden, so bei *Parus*, *Muscicapa*, extremer noch bie *Delichon*.

Ferner können wir folgende Regel aus dem untersuchten Material herleiten: Bei ausgeprägter Faltenbildung wie bei *Turdus* und *Passer* weisen vor allem im Nucleus cerebellaris internus die einzelnen Zellbereiche zum Teil beachtliche histologische Unterschiede auf, z.B. finden wir im dorsalen Teil grosse multianguläre, im spindelzelligen Teil spindelförmige Zelltypen usw. Bei schwacher Faltung der Kleinhirnkerne wie bei *Parus* oder *Delichon* sind die Unterschiede zwischen den Zelltypen der einzelnen Zellbereiche eher gering.

Vergleichen wir bei den untersuchten Formen die Vestibulariskerne, so stellen wir auch in diesem Gebiet einige Modifikationen fest. Es handelt sich dabei einerseits um Lageverschiebungen, Beispiele sind die Nuclei bigemini oder der Nucleus piriformis, andererseits aber auch um Differenzierungsunterschiede. So können wir bei *Turdus* und *Passer* deutlich einen Nucleus vestibularis medialis von einem Nucleus vestibularis lateralis unterscheiden, ebenso einen „Nucleus vestibulo-cerebellaris“ in der Formatio quadrangularis. Bei *Parus* und *Delichon* hingegen können die Nuclei vestibulares medialis und lateralis weder dem Zelltypus nach noch topographisch klar als zwei Kerne erkannt werden und die vestibulo-cerebellären Zellen sind nicht zu einem Kern konzentriert, sondern liegen zerstreut in der ganzen Formatio quadrangularis. Die Regel, dass die Kleinhirn- und Vestibulariskerne in ihrer Ausdifferenzierung voneinander abhängig sind, gilt somit nicht nur für den Vergleich von zwei extrem verschiedenen Formen wie *Turdus* und *Gallus*, sondern auch für verschiedene Vertreter einer Ordnung.

2. Psittaciformes (Papageien)

Nachdem wir die Faltenbildung in den Kleinhirnkernen der *Passeriformes*, den passeriformen Faltentypus, kennengelernt haben, wollen wir nun an *Melopsittacus*, *Agapornis* und *Cacatua* prüfen, ob auch ein psittaciformer Faltentypus der Kleinhirnkerne festgestellt werden kann und inwieweit sich dieser vom Faltentypus der Passerinen unterscheidet.

a) *Melopsittacus undulatus* (Wellensittich)

Die gefalteten Nuclei cerebellares internus und intermedius sind nicht wie bei *Turdus* in rostro-caudaler Richtung gegeneinander verschoben, sondern liegen nebeneinander. Der Nucleus cerebellaris internus (m. LA.: 2 mm) besitzt eine erhebliche Längenausdehnung, er erstreckt sich tief in die Uvula (Lobus IX) und

MELOPSITTACUS UNDULATUS FIG. 3 A—C

FIG. 3 A

Caudale Kleinhirn- und Vestibularisregion

Nu. c. int.
Nu. c. intm.
Nu. c. lat. inf.
Nu. ang.
Nu. lam.
Rad. N. cochl.
1
2
0,5 mm
Nu. mag.
Nu. tri.
Form. vest. desc.

FIG. 3 B

210 μ rostral von Schnittebene 3a

Nu. c. int.
Nu. c. intm.
Nu. c. lat. inf.
Nu. big. lat.
Nu. ang.
Nu. tang.
Corp. rest.
1
2
basaler Teil des Nu. c. int.
Nu. lam.
Nu. tri.
Co. cochl. dors.

FIG. 3 C

210 μ rostral von 3b

Nu. c. int.
Nu. c. intm.
Nu. c. lat. sup.
Form. quadr.
Nu. vest. lat
Nu. vest. med.
1
2
basaler Teil
Nu. mag.
Nu. big. lat.
Nu. vest. dors.
Form. vest. desc.

überragt den Intermedius nach caudal um 0,5 mm, nach rostral um 0,2 mm. Der Nucleus cerebellaris intermedius liegt im Vergleich zu *Turdus* etwas weiter rostral, er ist kleiner und einfacher gefaltet als der Internus-Komplex. Lateral ventral des Intermedius finden wir bei *Melopsittacus* die beiden lateralen Kleinhirnkerne.

Der Nucleus cerebellaris internus stellt an seinem caudalen Ende eine horizontal liegende, eher dünne Platte dar, die sich gegen rostral hin etwas verdickt und schliesslich in drei Komplexe zerfällt (Fig. 3 a. Die Zahlen 1 und 2 auf Fig. 3 sollen dem Leser zeigen, wie er sich die Schnittbilder aufeinander projiziert zu denken hat, sie haben sonst keine weitere Bedeutung). Die zwei lateralen Bereiche verschmelzen nach kurzer Distanz zu einem Komplex: dem caudal lateralen Teil (1 auf Fig. 3 b), der gegen rostral seine Lage kaum verändert. Er erstreckt sich ein wenig nach dorsal medial, nimmt aber kaum an Grösse zu. Erst auf dem Niveau von Fig. 3 d erweitert er seinen Umfang nach ventral (Fig. 3 a—d). Der caudal medial gelegene Teil (2 auf Fig. 3) hingegen dehnt sich stark nach ventral lateral aus, erstreckt sich schliesslich bis unter den caudal lateral gelegenen Teil (1), und wächst dann nach dorsal aus (Fig. 3 a—c). Der caudal mediale Teil (2) wird dadurch zum rostro-lateralen, und umgekehrt wird der caudal laterale Teil (1) zum rostro-medialen (Fig. 3).

Weiter rostral verbinden sich die zwei Teile ventral und bilden wie bei den Singvögeln eine nach dorsal offene U-Form (vergleiche Fig. 3 e mit Fig. 1 l). Schliesslich verschmelzen die zwei U-Schenkel unregelmässig miteinander, doch können wir wie bei Turdus klar erkennen, dass der rostro-laterale Teil von allen Kleinhirnkernen am weitesten nach rostral reicht (Fig. 3 f).

Ein kleinzelliger, basaler Bereich verbindet den Nucleus cerebellaris internus mit der Formatio quadrangularis (vergleiche Fig. 3 b—e mit Fig. 1 e—k). Ferner finden wir im Nucleus cerebellaris internus von *Melopsittacus* eine mediale Zellsäule (Fig. 3 c—d). Sie liegt nahe am Kleinhirnventrikel und tritt nur ventral mit dem basalen Teil in lockere Zellverbindung (Fig. 3 d). Auf der Ebene, wo der Tractus cerebello-bulbaris aus dem Nucleus cerebellaris internus ausstrahlt (genaue Beschreibung dieses Faserbündels siehe Kapitel III), verschwindet diese Zellsäule, ohne mit dem rostro-medialen Teil in Verbindung zu treten (Fig. 3 d—e). Der Nucleus cerebellaris lateralis internus ventralis von *Melopsittacus* besteht nur aus sehr wenigen, zerstreuten Zellen (Fig. 3 d).

Was den Zelltypus anbetrifft, weisen die zwei Teile des Nucleus cerebellaris internus kaum Unterschiede auf. Sie bestehen aus grossen, multiangulären bis kleinen, spindelförmigen Zellen. Doch treten die verschiedenen Zelltypen nicht wie bei *Turdus* in bestimmten Bereichen konzentrierter auf, sondern sind regellos miteinander vermischt. Die Zellen der medialen Zellsäule sind im Durchschnitt etwas kleiner und heller angefärbt als diejenigen des übrigen Internus-Komplexes, der basale Teil ist wie bei den Passeriformen ausschliesslich kleinzellig.

MELOPSITTACUS UNDULATUS FIG. 3 D—F

FIG. 3 D
150 μ rostral von 3c

Nu. c. int.
Nu. c. intm.
Nu. c. lat. sup.
Form. quadr.
Rad. N. vest.
Nu. vest. lat.
2
1
0,5 mm
basaler Teil
Nu. c. int. vent.
Nu. big. med.
Nu. lam.
Nu. vest. dors.
Form. vest. desc.
F. L. M.

FIG. 3 E
150 μ rostral von 3d

Nu. c. int.
Nu. c. intm.
Form. quadr.
Nu. corp. rest.
Tr. vest. cer.
Lemn. lat.
2
1
basaler Teil
Tr. cer. bulb.
Nu. big. med.
Co. cochl. dors.
Form. vest. desc.

FIG. 3 F
210 μ rostral von 3e

Nu. c. int.
Nu. c. intm.
Form. quadr.
Nu. corp. rest.
Tr. vest. cer.
Nu. Deit.
Rad. N. VII
2
1
Tr. cer. bulb.
Ped. cer. sup.
Nu. pirif.
Nu. tri.
F. L. M.

Der Nucleus cerebellaris intermedius besteht an seinem caudalen Ende aus zwei Kernbereichen, die gegen rostral dicht über dem Kleinhirnventrikel, unmittelbar lateral des basalen Teiles liegen (Fig. 3 a—b). In der Ebene von Fig. 3 b treten die zwei caudalen Teile des Intermedius in lockere Zellverbindung und lösen sich schliesslich in einzelne zerstreute Zellen auf (Fig. 3 c).

Lateral der zwei caudalen Teile erscheint auf der Ebene von Fig. 3 b der Hauptkomplex des Nucleus cerebellaris intermedius. Er dehnt sich stark nach ventral zu einer Art Zellsäule aus (Fig. 3 c) und kommt gegen rostral dicht an den basalen Teil zu liegen (Fig. 3 d). Schliesslich wächst der Hauptkomplex nach dorsal aus und liegt an seinem rostralen Ende unmittelbar lateral des Nucleus cerebellaris internus, bzw. dessen rostro-lateralen Teiles (Fig. 3 f).

Der Nucleus cerebellaris lateralis inferior nimmt dieselbe Lage ein wie bei *Turdus*, doch besteht er nicht aus zwei Teilen, sondern spaltet sich erst gegen rostral in zwei nebeneinander liegende Zellbereiche (vergleiche Fig. 3 b mit Fig. 1 c). Ein Unterschied im Zelltypus zwischen den beiden Teilen des Nucleus cerebellaris lateralis inferior von *Melopsittacus* kann nicht festgestellt werden. Wenige Mikron nach der Spaltung verschwindet der laterale Teil, während der medial gelegene Zellbereich sich in einzelne Zellen auflöst, die sehr locker mit dem Hauptkomplex des Nucleus cerebellaris intermedius in Verbindung treten (Fig. 3 b—c).

Der Nucleus cerebellaris lateralis superior besteht aus zwei vollkommen getrennten Teilen, die aber nicht wie bei *Turdus* untereinander, sondern nebeneinander, bzw. hintereinander liegen (vergleiche Fig. 3 c—d mit Fig. 1 e—f). Das caudale Ende des lateralen Teiles liegt über dem Nucleus angularis pars medialis (Bezeichnung nach WALLENBERG), erst 100 Mikron weiter rostral erscheint neben dem lateralen der mediale Teil. Dieser grenzt gegen rostral sehr nahe an den Nucleus cerebellaris intermedius und liegt dicht über der Formatio quadrangularis (Fig. 3 d).

Die Vestibulariskerne sind ähnlich ausdifferenziert wie bei *Turdus*, allerdings mit einigen markanten Unterschieden, die ich kurz darstellen will. Die Nuclei bigemini liegen hintereinander, ähnlich wie bei *Corvus* (Fig. 3 b—e). Doch liegen zwischen ihnen einige zerstreute Riesenzellen, so dass die Bigeminus-Kerne nicht mehr so klar wie bei *Corvus* oder *Turdus* als zwei Kerne gegeneinander abgrenzbar sind. Der Nucleus vestibularis lateralis ist deutlich erkennbar (Fig. 3 c—d), während der Vestibularis dorsalis kleiner ist und nicht so nahe an den Nucleus bigeminus medialis grenzt wie bei Turdus (vergleiche Fig. 3 c—d mit Fig. 1 d). Dagegen ist der Nucleus vestibularis medialis nicht vorhanden. An seiner Stelle liegen in der Formatio vestibularis descendens von *Melopsittacus* nur einige zerstreute, grössere und dunkel gefärbte Zellen, die auf Grund der nach dorsal ziehenden Neurofibrillen dem Nucleus vestibularis medialis von *Turdus* homolog gesetzt werden können (Fig. 3 c).

Während bei *Turdus* die Formatio quadrangularis nur indirekt durch den Nucleus triangularis mit der Formatio vestibularis descendens in Verbindung steht, sind diese zwei Zellfelder von *Melopsittacus* nicht scharf durch die einstrahlende Radix Nervi vestibularis gegeneinander begrenzbar (Fig. 3 d). Zudem treten die vestibulo-cerebellären Zellen wie bei *Gallus* und den einfacher ausdifferenzierten Singvögeln zerstreut in der ganzen Formatio quadrangularis auf, sind also nicht an einer Stelle konzentriert wie bei *Turdus*.

Auch der Nucleus tangentialis ist nicht eigentlich als Kern erkennbar, seine zerstreuten Zellen sind teilweise recht schwer von den überall in der Radix Nervi vestibularis liegenden Zellen zu unterscheiden (Fig. 3 b—c). Erwähnen will ich noch den Nucleus corporis restiforme. Er kann nicht eigentlich als Kern angesprochen werden, da er nur eine grössere Masse von Zellen darstellt, die zerstreut, teilweise etwas konzentrierter, zwischen den Fasern des Corpus restiforme liegen (Fig. 3 e—f).

b) *Agapornis fischeri* (Fischers Unzertrennlicher)

Die Unterschiede in der Kerndifferenzierung zwischen *Melopsittacus* und *Agapornis* sind eher gering. Bei *Agapornis*, wie auch bei *Cacatua* finden wir im Nucleus cerebellaris internus die Überkreuzung der beiden caudalen Teile (der caudal mediale Komplex wird zum rostro-lateralen Kernbereich und umgekehrt), die rostral zu einer U-Form verschmelzen. Nur liegen die zwei Teile von *Agapornis* etwas kompakter zusammen, die rostrale U-Form ist nicht so klar ausgeprägt und die mediale Zellsäule im Umfang etwas geringer. Sie verschmilzt zudem ventral mit dem basalen Teil etwas breiter als bei *Melopsittacus*. Solche kleinen Modifikationen können wir auch im Nucleus cerebellaris intermedius und in den beiden lateralen Kleinhirnkernen feststellen, doch will ich auf solche Details nicht näher eingehen. Jedoch will ich noch anfügen, dass ein Nucleus cerebellaris internus ventralis bei *Agapornis* nicht vorhanden ist.

An dieser Stelle will ich van Hoevell'sche Fig. 164: 273 in Ariens Kappers *anatomie comparée* (1947) erläutern (diese Figur wurde von van Hoevell nie persönlich publiziert, sie ist nur in den Werken von Ariens Kappers zu finden). Das von van Hoevell als Nucleus medialis pars magnocellularis bezeichnete Zellgebiet ist identisch mit meinem rostro-lateralen und rostro-medialen Teil (1 und 2 auf Fig. 3). Der van Hoevell'sche Nucleus medialis pars parvocellularis ist mit meinem basalen Teil und der medialen Zellsäule, der Nucleus lateralis meinem Nucleus cerebellaris intermedius gleichzusetzen.

Wie die Kleinhirnkerne sind auch die Vestibulariskerne von *Agapornis* etwas weniger ausdifferenziert als bei *Melopsittacus*. Das rostrale Ende des Nucleus bigeminus lateralis ist nicht gegen das caudale Ende des Nucleus bigeminus medialis abgrenzbar. Der Nucleus vestibularis lateralis ist klar zu erkennen, während die Nuclei vestibulares medialis und dorsalis nicht als Kerne ausgebildet sind. Nur an der dorsalen Spitze der Formatio vestibularis descendens konzen-

trieren sich ein paar grössere Zellen, die an Hand der dorsal ziehenden Neurofibrillen dem Nucleus vestibularis dorsalis von *Melopsittacus*, *Turdus* usw. homolog gesetzt werden können. Zerstreute Vestibularis medialis-Zellen sind nicht auffinbar. Wie bei *Melopsittacus* finden wir auch bei *Agapornis* ein grösseres Zellgebiet im Corpus restiforme: den Nucleus corporis restiforme.

c) *Cacatua galerita* (Gelbhaubenkakadu)

Bei einer flüchtigen Durchsicht der Kleinhirnkerne könnten wir den Eindruck erhalten, die Kleinhirnkerne von *Cacatua* seien *Gallus*-ähnlich ausgebildet, was vor allem durch die geringe Dichte der Kleinhirnkernzellen bewirkt wird. Jedoch finden wir bei *Cacatua* dieselbe Faltenbildung in den Kleinhirnkernen wie bei *Agapornis* und *Melopsittacus*, nur liegen hier die verschiedenen Teile sehr nahe zusammen und sind breit miteinander verschmolzen; z.B. steht die mediale Zellsäule des Nucleus cerebellaris internus in breiter Verbindung mit dem basalen Teil und verschmilzt an ihrem rostralen Ende auch mit dem rostromedialen Teil. Zudem ist die rostrale U-Form bei *Cacatua* kaum erkennbar, da der rostromediale und rostro-laterale Teil einen mehr oder weniger kompakten Block bilden.

Leider ist die Vestibularisregion an meinem Untersuchungsobjekt verletzt, so dass ein Vergleich mit *Melopsittacus* und *Agapornis* nicht möglich ist. Doch kann ich feststellen, dass auch bei *Cacatua* ein ausgedehnter Nucleus corporis restiforme vorhanden ist.

d) *Zusammenfassung*

Obwohl alle *Psittaciformes* zu einer Familie *(Psittacidae)* gehören, stellen wir innerhalb der drei Vertreter dieser Familie grössere Modifikationen in der Kleinhirnkern-Ausdifferenzierung fest als bei den sechs verschiedenen Familien der Passerinen. Trotzdem existiert ein psittaciformer Faltentypus, der mit Ausnahme der rostralen U-Form und des basalen Teiles im Nucleus cerebellaris internus keine Gemeinsamkeiten mit dem passeriformen Faltentypus aufweist. Ferner stellen wir fest, das die Kleinhirnkerne der *Psittaciformes* weniger stark in einzelne Teile aufgelöst sind und diese Teile kaum durch die Konzentration bestimmter Zelltypen ausgezeichnet sind wie bei den *Passeriformes*. Die Faltenbildung in den Kleinhirnkernen der Papageien darf im Vergleich mit den Singvögeln somit als einfacher bezeichnet werden. Auch die Vestibulariskerne der *Psittaciformes* sind weniger stark ausdifferenziert als bei den *Passeriformes* (Fehlen des Nucleus vestibularis medialis, ev. auch des Nucleus vestibularis dorsalis; die Nuclei bigemini sind nicht klar als zwei Kerne begrenzbar). Die Regel, dass die Kleinhirn- und Vestibulariskerne in ihrer Ausbildung unmittelbar voneinander abhängig sind, darf somit als allgemein gültig betrachtet werden.

3. Piciformes (Spechte)

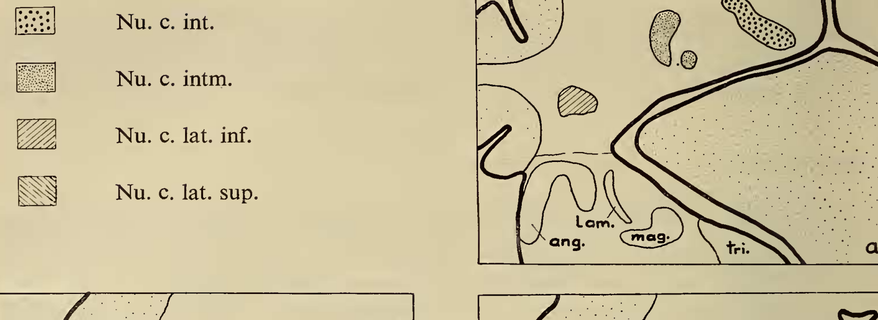
Für diese Ordnung stehen mir zwei Arten der Familie *Picidae* zur Verfügung, *Dendrocopos* aus der Unterfamilie der *Picinae* und *Jynx* als Vertreter der *Jynginae*. Wie früher will ich zuerst die höher differenzierte Form genauer darstellen.

a) *Dendrocopos major* (Buntspecht)

Die Nuclei cerebellares internus und intermedius sind in rostro-caudaler Richtung gegeneinander verschoben, sie liegen sehr ähnlich wie bei den Passerinen. Auch hier finden wir wieder zwei laterale Kleinhirnkerne.

Die Faltenbildung des Nucleus cerebellaris internus ist unmittelbar aus den Schnittbildern Fig. 4 a—g ersichtlich. Der caudal rundliche Zellbereich dehnt sich nach medial ventral zu einem schrägen Band aus (Fig. 4 a). Sein medialer Rand wächst dann nach dorsal und verschmilzt mit einem dort auftretenden Komplex. Dadurch erhält der Nucleus cerebellaris internus die Form eines U (Fig. 4 b-c). Gegen rostral spaltet sich die U-Form erst ventral auf, dann zerfällt noch der mediale Schenkel in zwei Teile (Fig. 4 d). Der laterale U-Schenkel wird durch Fasern des Tractus cerebello-bulbaris (genaue Beschreibung dieses Faserzuges siehe Kapitel III) in zwei Komplexe zerlegt, wobei der ventral gelegene Zellbereich nach ventral lateral auswächst und die Verbindung vom Nucleus cerebellaris internus zur Formatio quadrangularis bildet (Fig. 4 d—g). Diese aus kleinen Zellen bestehende Zellbrücke entspricht dem kleinzelligen basalen Teil der Passerinen und Papageien. Die restlichen drei Kernbereiche des Nucleus cerebellaris internus gruppieren sich zu einer zweiten, rostralen U-Form, die lage- und fasermässig der U-Form der Passerinen entspricht (vergleiche Fig. 4 f mit Fig. 1 l). Am vorderen Ende löst sich der Nucleus cerebellaris internus in zwei Zellbereiche auf, wobei der laterale wie bei *Turdus* weiter rostral reicht (Fig. 4 g). Ein Nucleus cerebellaris internus ventralis ist bei *Dendrocopos* nicht vorhanden.

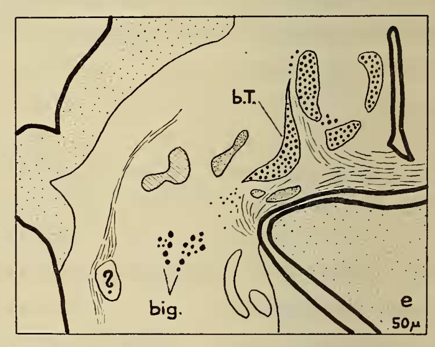
Der Nucleus cerebellaris intermedius zerfällt caudal der Ebene von Fig. 4 a in zwei bis drei weitere Kernbereiche, die ich aber nicht näher beschreiben will. Der Hauptkomplex des Intermedius ist ein ungefaltetes Zellgebilde, das sich gegen rostral immer stärker dem Nucleus cerebellaris internus nähert und an seinem vorderen Ende sehr nahe am basalen Teil liegt (Fig. 4 a—f). Am caudalen Ende des Intermedius-Hauptkomplexes (caudal von Fig. 4 a) spaltet sich von diesem ein kleiner Zellbereich ab, der unmittelbar dorsal des Kleinhirnventrikels liegt. Gegen rostral wächst dieses Zellgebilde stark nach medial, tritt aber mit dem Nucleus cerebellaris internus nicht in Verbindung. Der kleine Zellbereich stellt das Homologon des Appendix falciformis der Passerinen dar (vergleiche Fig. 4 a—e mit Fig. 1 c—f).


FIG. 4 a—g
Dendrocopos major
Nu. c. int.
Nu. c. intm.
Nu. c. lat. inf.
Nu. c. lat. sup.
Lam.
ang.
mag.
tri.
a

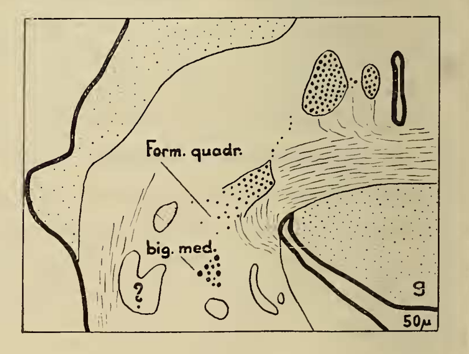

1mm
b
50µ


?
big. Lat.
c
50µ


?
d
50µ


b.T.
?
big.
e
50µ


?
vest. med.
f
50µ


Form. quadr.
big. med.
?
g
50µ

Der Nucleus cerebellaris lateralis inferior von *Dendrocopos* entspricht lagemässig genau demjenigen der Passerinen (vergleiche Fig. 4a—c mit Fig. 1a—d). Das caudale Ende des Nucleus cerebellaris lateralis superior dagegen erscheint nicht wie bei den Singvögeln ventral, sondern dorsal des rostralen Inferior Endes (vergleiche Fig. 4c mit Fig. 1d). Der Lateralis superior von *Dendrocopos* liegt somit deutlich im Kleinhirn und nicht wie bei den Passerinen in der Übergangszone von Cerebellum und Medulla oblongata. Er besteht caudal aus zwei Teilen, die gegen rostral miteinander verschmelzen (Fig. 4a—e). An seinem vorderen Ende spaltet sich der Nucleus cerebellaris lateralis superior wieder in zwei Komplexe, wobei der ventral laterale Teil weiter nach rostral reicht (Fig. 4e—g).

Die Vestibularisregion von *Dendrocopos* ist ähnlich ausdifferenziert wie diejenige von *Turdus*. Ein Nucleus vestibularis medialis fehlt jedoch wie bei den *Psittaciformes* und der Nucleus piriformis ist nicht scharf als Kern gegen die Formatio quadrangularis abgrenzbar. Eine Kernregion muss ich noch speziell erwähnen, da ich diese nur in der Vestibularisregion von *Dendrocopos* finden kann. Auf der Ebene, wo sich der Nucleus angularis gegen rostral hin in zwei Teile spaltet, tritt zwischen diesen ein homogen kleinzelliges Gebilde auf, das direkt dorsal der einstrahlenden Radix Nervi vestibularis liegt (Fig. 4c). Lateral dieses Kernes (auf Fig. 4a-g mit ? versehen) zieht ein markantes Faserbündel vom Cerebellum nach ventral und mündet ins Corpus restiforme. Da dieser kleinzellige Kernbereich gegen rostral mit der Formatio quadrangularis vollkommen verschmilzt, vermute ich, dass es sich um einen caudalen, kleinzelligen Ausläufer der Formatio quadrangularis handelt.

b) *Jynx torquilla* (Wendehals)

Die Kleinhirn- und Vestibulariskerne weisen im Vergleich mit *Dendrocopos* nur geringe Modifikationen auf, doch sind die Kerne von *Jynx* im allgemeinen etwas weniger stark ausdifferenziert. So ist z.B. der Nucleus cerebellaris lateralis inferior nicht, der Nucleus cerebellaris lateralis superior erst an seinem rostralen Ende in zwei Zellbereiche gespalten, wobei der dorso-mediale Teil in lockere Zellverbindung mit dem Nucleus cerebellaris intermedius tritt, usw. In der Vestibularisregion ist der kleinzellige, caudale Ausläufer der Formatio quadrangularis (siehe *Dendrocopos*) nicht zu erkennen.

c) *Zusammenfassung*

Nach den bisherigen Ergebnissen war zu erwarten, dass sich auch die Faltenbildungen in den Kleinhirnkernen von *Jynx* und *Dendrocopos* miteinander vergleichen lassen. Doch kann auf Grund der Untersuchungen an nur zwei Vertretern der Unterordnung *Pici* kein für alle Spechte geltender piciformer Falten-

typus postuliert werden. Festhalten wollen wir, dass die zwei Arten wieder die rostrale U-Form und den basalen Teil als Gemeinsamkeit mit dem passeri- und psittaciformen Faltentypus aufweisen, mit den Passerinen im speziellen den Appendix falciformis, mit den Psittaciformen einen ähnlich ungefalteten Hauptkomplex im Nucleus cerebellaris intermedius.

VI. ORDNUNGEN MIT GEFALTETEN UND UNGEFALTETEN KLEINHIRNKERNEN

Bis jetzt haben wir eher enge systematische Verwandschaften kennengelernt: Die untersuchten Singvögel gehören alle zur Unterordnung der *Passeres*, die Papageien sogar alle zu einer Familie und die zwei Vertreter der Spechte ebenfalls zu einer Familie der Unterordnung *Pici*. Im folgenden Kapitel betrachten wir nun einige Formen sehr heterogener Verwandschaftsgruppen, in welchen sowohl Formen mit gefalteten, als auch solche mit ungefalteten Kleinhirnkernen zu finden sind.

1. Coraciformes (Raken)

Aus dieser Ordnung stehen mir drei Arten zur Verfügung, *Merops* als Vertreter der *Meropes*, *Coracias* und *Upupa* aus der Unterordnung der *Coracii*. Betrachten wir wie bisher zuerst die hochdifferenzierte Form.

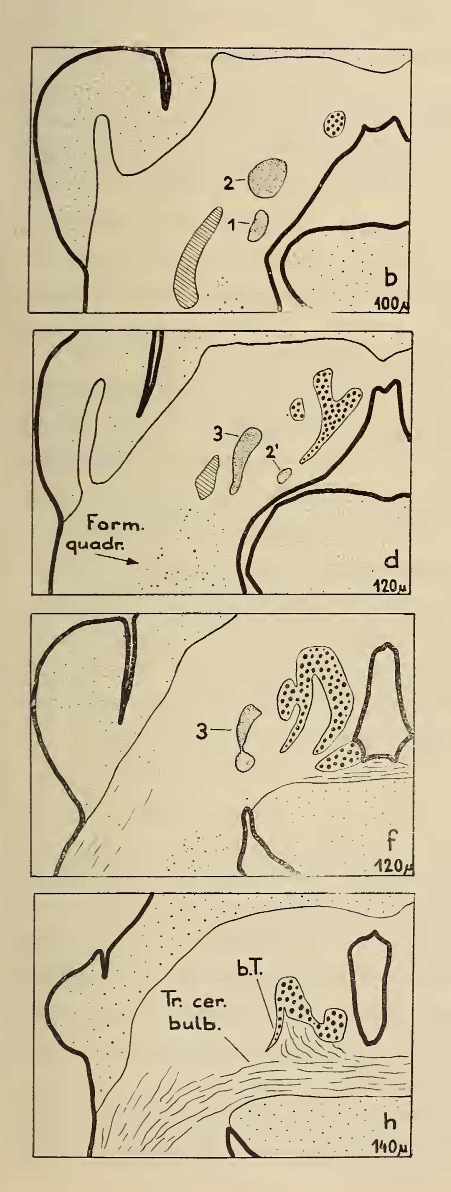
a) *Merops apiaster* (Bienenfresser)

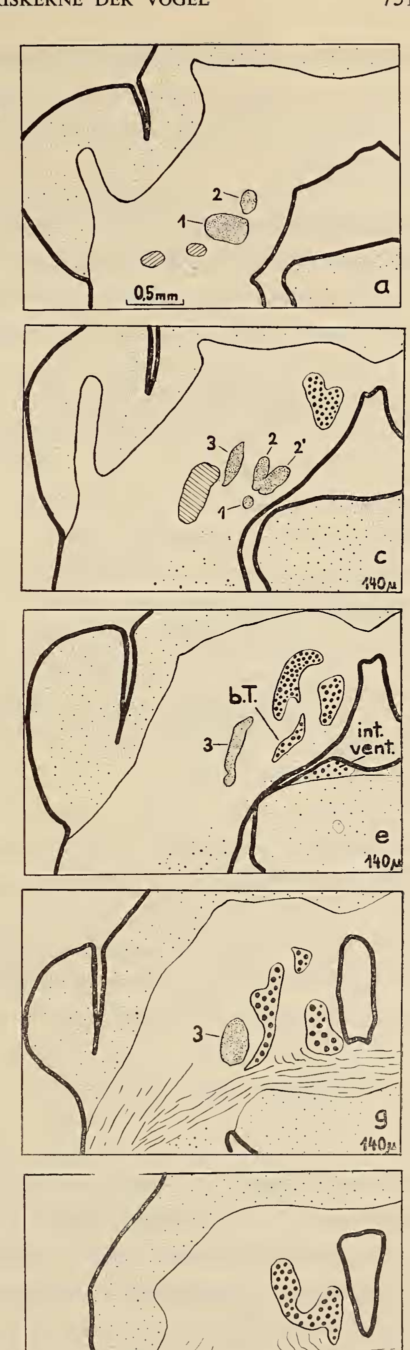
Die Nuclei cerebellares internus und intermedius, deren Faltenbildung aus Fig. 5a—i ersichtlich ist, liegen ähnlich wie bei *Turdus*. Doch sind die einzelnen Teile in den Kleinhirnkernen von *Merops* nicht so klar begrenzbar wie etwa bei den Passerinen oder *Melopsittacus*.

Der caudal rundliche Nucleus cerebellaris internus wächst ventrolateralwärts aus, spaltet sich gleichzeitig dorsal, so dass die Form eines etwas schräg liegenden Y entsteht (Fig. 5b—d). In rostraler Richtung isolieren sich die drei Y-Schenkel, wobei der dorsale Teil mit einem lateral von ihm erschienenen Zellkomplex verschmilzt (Fig. 5d—e). Die drei Zellbereiche verbinden sich dann, ähnlich wie bei den *Passeriformes*, zu einer ventro-lateral offenen Spange (vergleiche Fig. 5 f mit Fig. 1 g). Diese spaltet sich dorsal wieder auf, wobei ihr lateraler Schenkel (der laterale Teil ist in Fig. 5 d noch als seitliche Ausbuchtung des lateralen Schenkels zu erkennen) einen kleinen dorsalen Zellbereich abschnürt. Der mediale Schenkel nimmt an Umfang ab und verschmilzt mit dem Nucleus cerebellaris internus ventralis, der lagemässig demjenigen der Passerinen entspricht (Fig. 5e—g). Weiter rostral nimmt auch der laterale Schenkel an Um-

FIG. 5 a—i
Merops apiaster

Legende für die Kleinhirnkerne
siehe Fig. 4





fang ab, und zurück bleibt ein schmaler, kleinzelliger Streifen, während ein dorsal gelegener Bereich des lateralen Schenkels sich ventro-medialwärts erstreckt und mit dem medialen Teil eine nicht sehr ausgeprägte U-Form bildet (Fig. 5 h—i).

Ich will noch erwähnen, dass der basale Teil bei *Merops* (demjenigen der Passerinen homolog) nicht die Verbindungsbrücke zwischen dem Nucleus cerebellaris internus und der Formatio quadrangularis darstellt (Fig. 5 e—h). Eine solche Verbindung existiert bei *Merops* nur in Form einzelner, kleiner, in Fasern verstreuter Zellen, die ich als ventralen Zellstreifen bezeichnen will (Fig. 5 e).

Der Nucleus cerebellaris intermedius besteht aus drei voneinander unabhängigen Teilen (1—3 auf Fig. 5 a—g). Dorsal des am weitesten nach caudal reichenden Teiles (1 auf Fig. 5 a—c) erscheint ein Komplex (2 auf Fig. 5 a—b), der sich rostralwärts in zwei Zellbereiche spaltet (2 und 2' auf Fig. 5 c). Der mediale Bereich (2'), vergleichbar dem Appendix falciformis der Passerinen, wächst dorso-medialwärts, ohne mit dem Nucleus cerebellaris internus zu verschmelzen (Fig. 5 d). Lateral dieser zwei Teile (1 und 2) liegt der Hauptkomplex des Nucleus cerebellaris intermedius (3 auf Fig. 5 c). Wie bei den *Pici-* und *Psittaciformes* ist er ungefaltet und reicht am weitesten rostral (Fig. 5 c—g).

Der Nucleus cerebellaris lateralis inferior entspricht seiner Lage nach genau demjenigen der Passerinen, Papageien und Spechte. Erst an seinem rostralen Ende spaltet er sich in zwei Teile (Fig. 5 a). Die schräge Zellsäule des Nucleus cerebellaris lateralis superior entspricht topographisch ziemlich genau dem Lateralis superior der Spechte (vergleiche Fig. 5 b—d mit Fig. 4 d—g). Der Kern liegt bei *Merops* nahe am Hauptkomplex des Nucleus cerebellaris intermedius und tritt mit ihm in lockere Zellverbindung (Fig. 5 c).

Die Vestibulariskerne von *Merops* weisen keine Besonderheiten auf. Die Nuclei bigemini medialis und lateralis sind klar erkennbar. Der Nucleus vestibularis dorsalis grenzt nahe an den Nucleus bigeminus medialis. Auch die beiden Nuclei vestibulares lateralis und medialis sind deutlich zu erkennen.

b) *Coracias garrulus* (Blaurake)

Die Nuclei cerebellares internus und intermedius sind ungefaltete, runde bis ovale Kerngebilde (vergleiche *Gallus*). Doch verschmelzen die Kerne weder miteinander noch mit der Formatio quadrangularis (im Gegensatz zu *Gallus*, siehe Fig. 2 d). Ventro-lateral weist der Nucleus cerebellaris internus einen kleinzelligen Ausläufer auf, der caudal in unregelmässige, lockere Verbindung mit dem Nucleus cerebellaris intermedius und dem Nucleus cerebellaris lateralis tritt (vergleiche mit dem ventralen Zellstreifen von *Merops*).

Der Nucleus cerebellaris lateralis ist caudal sehr scharf als Kern begrenzbar, gegen rostral löst er sich in zerstreut liegende Zellen auf, die der Lage nach

dem Nucleus cerebellaris lateralis superior entsprechen. Diese Zellen verschmelzen deutlich mit der Formatio quadrangularis.

Die Vestibularisregion ist ähnlich ausdifferenziert wie diejenige von *Gallus*. Anstelle der Nuclei bigemini existieren in Fasern eingestreute Riesenzellen. Die drei vestibulären Kerne (medialis, lateralis und dorsalis) sind nicht aufzufinden. Eine piriforme Region ist an Hand des Tractus vestibulo-cerebellaris erkennbar, doch ist kein Nucleus piriformis von der Formatio quadrangularis abgrenzbar.

c) *Upupa epops* (Wiedehopf)

Die Kleinhirnkerne sind wie diejenigen von *Coracias* ungefaltet, und entsprechend ist das Vestibularissystem nur schwach ausdifferenziert. Auf nähere Details brauche ich nicht einzugehen.

2. Apodiformes (Schwirrflügler)

Wie bei den *Coraciformes*, so finden wir auch in dieser Gruppe zwischen einem Kolibri (Unterordnung *Trochili*) und einem Segler *(Apodi)* grosse Unterschiede in der Ausdifferenzierung der Kleinhirnkerne. Für die beiden Unterordnungen der *Apodiformes* steht mir je ein Vertreter zur Verfügung.

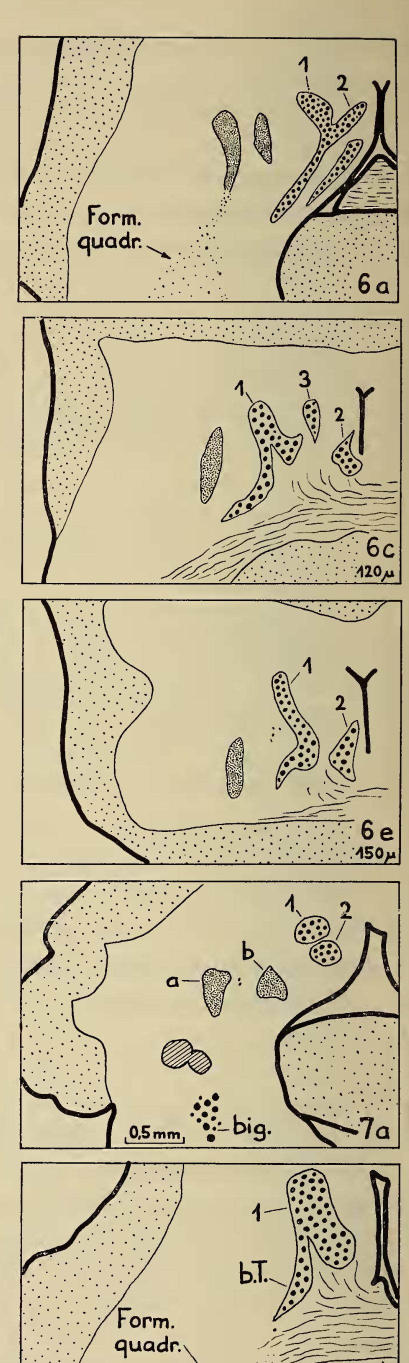
a) *Amazilia tzacatl* (eine Kolibriart)

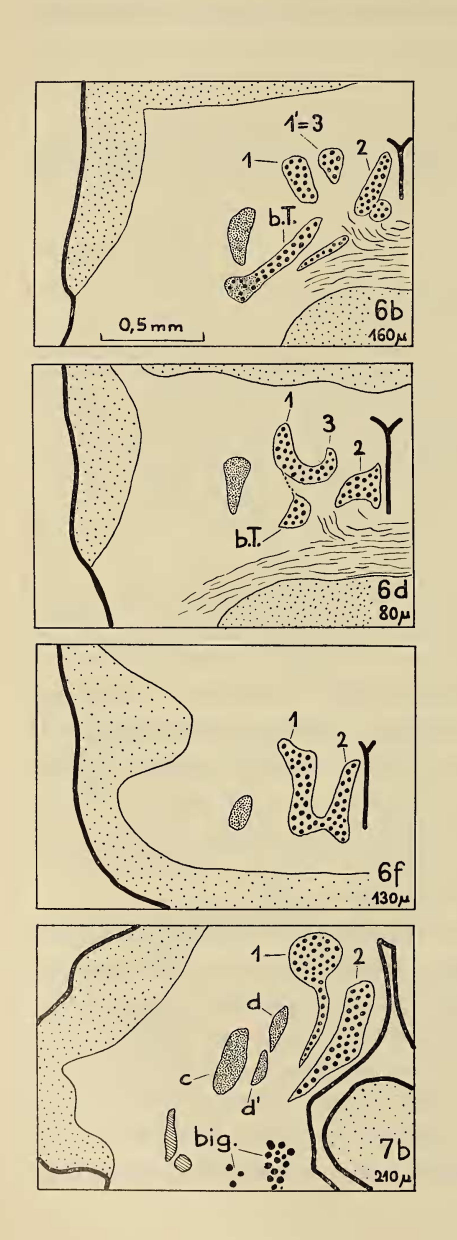
Die Faltenbildung des Nucleus cerebellaris internus erkennen wir auf Fig. 6a—f. Der caudal rundliche Kernbezirk nimmt wie bei *Merops* rostralwärts die Form eines Y an (vergleiche Fig. 6 a mit Fig. 5 d). Doch ändert sich diese Form fast von Schnitt zu Schnitt: Bald löst sich der dorsale Teil (1) vom medialen (2) und basalen Teil (b.T.), 15—20 Mikron weiter rostral verbindet sich der dorsale mit dem medialen Teil und der basale Teil wird isoliert. Oder der dorsale Teil verbindet sich mit dem basalen Komplex, und der mediale Teil liegt isoliert; oder aber alle drei Teile werden durch Fasern isoliert. Solche Formvariationen treten im ganzen Nucleus cerebellaris internus von *Amazilia* auf, doch habe ich sie in Fig. 6 nicht dargestellt.

In Fig. 6 a erkennen wir ferner parallel zum basalen Teil einen schmalen, ventralen Zellstreifen. Er besteht aus kleinen, spindelförmigen, in Fasern eingestreuten Zellen, die in lockere Verbindung mit der Formatio quadrangularis, eventuell auch mit dem basalen Teil treten (vergleiche mit dem ventralen Zellstreifen von *Merops* auf Fig. 5 e). Rostral werden die kleinen Zellen durch den ausziehenden Tractus cerebello-bulbaris in ein ventrales Band und einen kleinen, medial gelegenen Bereich geteilt. Dieser verschmilzt mit dem medialen Teil der Y-Form (2 in Fig. 6 b). Die Y-Form selbst löst sich in ihre drei Schenkel auf, wo-

Fig. 6 a—f
Amazilia tzacatl

Fig. 7 *a—c*
Apus apus





bei der dorsale Teil (1) nochmals längs geteilt wird (in 1 und 1'=3 Fig. 6b). Dann verschmilzt der basale mit dem dorsalen Teil, der gleichzeitig ventro-medialwärts seinen Umfang vergrössert (Fig. 6 c). Wenige Mikron weiter rostral verbindet sich der dorsale Teil (1) mit dem intermediären Zellbereich (3) zu einem nach dorsal offenen U (Fig. 6 d). Nachdem der intermediäre Teil verschwunden ist, wächst der dorsale Zellbereich weiter in ventro-medialer Richtung zu einer schräg liegenden Zellsäule aus (Fig. 6 e). Schliesslich verschmilzt er mit dem medialen Teil (2) zu einem, den Passerinen homologen, nach dorsal offenen U (Fig. 6 f). Rostralwärts löst sich die U-Form, wie bei den bisher untersuchten Formen, in einen medialen und einen lateralen Teil auf. Im Gegensatz zu *Merops* besitzt *Amazilia* keinen Nucleus cerebellaris internus ventralis.

Der Nucleus cerebellaris intermedius von *Amazalia* ist sehr einfach ausgebildet. Ein caudal rundlicher Kernbezirk spaltet sich gegen rostral in zwei nebeneinander liegende Komplexe auf, wobei der grössere, laterale Teil bis zum Ende des rostralen U reicht (Fig. 6a—f). Dieser laterale Teil tritt ferner mit der Formatio quadrangularis in Verbindung (Fig. 6 a), eine Verbindungsbrücke, mit der auch der basale Teil des Nucleus cerebellaris internus verschmilzt (Fig. 6a—b).

Die Lage der Nuclei cerebellares laterales inferior und superior von *Amazilia* und *Turdus* ist identisch. Eine Spaltung im Lateralis inferior ist jedoch nicht sehr deutlich und der Lateralis superior verschmilzt an seinem rostralen Ende vollkommen mit der Formatio quadrangularis.

Im Vergleich mit *Turdus* kann ich in der Vestibularisregion von *Amazilia* keine wesentlichen Besonderheiten erkennen.

b) *Apus apus* (Mauersegler)

Beim Vergleich der zwei Vertreter der *Apodiformes* stellen wir fest, dass der Nucleus cerebellaris internus von *Apus* sehr einfach, *Gallus*-ähnlich ausgebildet ist; dagegen ist der Nucleus cerebellaris intermedius des Seglers komplexer ausdifferenziert als derjenige des Kolibris (vergleiche Fig. 6 und 7).

Der Nucleus cerebellaris internus spaltet sich caudal in zwei Zellbereiche (1 und 2 auf Fig. 7 a). Der ventral und eher medial gelegene Teil (2), der lagemässig dem medialen Y-Schenkel von *Amazilia* entspricht, weitet sich rostralwärts in ventro-lateraler Richtung aus (Fig. 7 b). Da diese ventrale Ausweitung aus sehr kleinen, spindelförmigen, in Fasern eingestreuten Zellen besteht, kann sie als Homologon des ventralen Zellstreifens von *Merops* und *Amazilia* betrachtet werden. Der dorsale Teil (1) des Nucleus cerebellaris internus, der mit dem dorsalen Schenkel von *Amazilia* verglichen werden kann, weist ebenfalls eine ventrale Ausweitung auf, die dem basalen Teil der bisher untersuchten Formen entspricht (Fig. 7b—c). Er verschmilzt, ähnlich wie bei den

Passerinen, Papageien und Spechten, erst gegen rostral mit der Formatio quadrangularis (im Gegensatz zu *Amazilia*, vergleiche Fig. 6 a-b). Während der mediale Teil (2) verschwindet, reicht der dorsale Teil (1) weit ventro-medialwärts (Fig. 7 c). An seinem vorderen Ende rundet er sich kugelförmig ab und spaltet sich in einen medialen und einen lateralen Teil, ohne die rostrale U-Form auszubilden.

Der Nucleus cerebellaris intermedius besteht aus vier Teilen. Die zwei nebeneinander liegenden Zellbereiche (a und b in Fig. 7 a) verschwinden gegen rostral, an ihrer Stelle erscheinen zwei neue Teile (c und d auf Fig. 7 b). Der mediale rostrale Teil (d) wird unregelmässig durch Fasern in weitere Komplexe unterteilt (d und d' in Fig. 7 b). Alle vier Zellbereiche des Nucleus cerebellaris intermedius stehen miteinander in lockerer Zellverbindung.

Der Nucleus cerebellaris intermedius ist somit stärker in einzelne Teile aufgelöst als der Nucleus cerebellaris internus, ein Sachverhalt, der nur bei *Apus* beobachtet werden kann. Ebenso erstaunlich ist die Tatsache, dass trotz der einfachen Ausbildung des Nucleus cerebellaris internus sowohl die lateralen Kleinhirnkerne als auch die Vestibularisregion von *Apus* mit nur geringen Modifikationen gleich ausdifferenziert sind wie die entsprechenden Kerngebiete von *Amazilia* oder *Turdus*.

3. Falconiformes (Tagraubvögel)

Bei den *Coraciformes* und *Apodiformes* haben wir die grossen Unterschiede in der Ausbildung der Kleinhirnkerne zwischen Vertretern zweier verschiedener Unterordnungen kennen gelernt. Bei den *Falconiformes* beobachten wir solche Unterschiede zwischen Arten zweier Familien (*Accipitridae* und *Falconidae*) derselben Unterordnung (*Falcones*). Betrachten wir zuerst die Form mit gefalteten Kleinhirnkernen.

a) *Falco subbuteo* (Baumfalk)

Ähnlich wie bei den Spechten stellt der Nucleus cerebellaris internus caudal ein im Kleinhirn schräg liegendes Band dar, das rostral in einen medialen und einen lateralen Teil zerfällt (Fig. 8a—b). Beide Kernbereiche dehnen sich in dorsaler und ventraler Richtung aus, wobei die mediale Zellsäule sich gegen den Nucleus cerebellaris intermedius erstreckt, mit diesem aber nicht verschmilzt (Fig. 8c—d). Rein lagemässig kann dieser ventrale Ausläufer des medialen Teiles einerseits mit dem ventralen Zellstreifen von *Apus*, andererseits auch mit dem Appendix falciformis der Passerinen verglichen werden. Während der laterale Teil dorso-rostralwärts einen Kernbereich abschnürt, wird die mediale Zellsäule durch den ausziehenden Tractus cerebello-bulbaris in zwei Teile gesplatet, wobei sich der ventrale Zellbereich nochmals in zwei Komplexe auflöst (Fig. 8d—e).

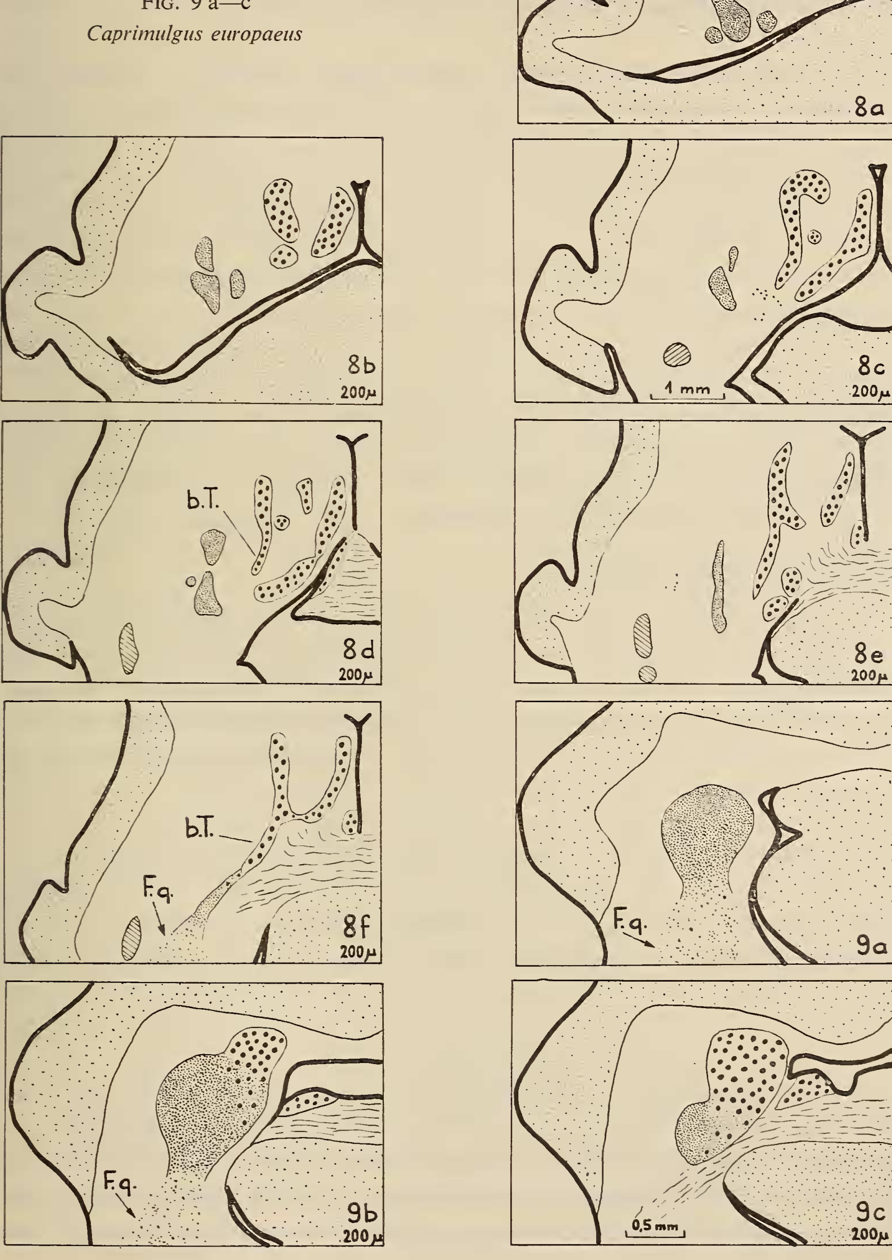


FIG. 8 a—f
Falco subbuteo

FIG. 9 a—c
Caprimulgus europaeus

Schliesslich vereinigen sich der mediale und der laterale Teil zur rostralen U-Form, die bei Falco auf eine Distanz von mindestens 100 Mikron klar erkennbar ist. Der kleinzellige basale Teil verschmilzt erst ganz rostral mit der Formatio quadrangularis (Fig. 8 d—f). Der Nucleus cerebellaris internus ventra'is ist eher klein und verschmilzt rostral mit dem Hauptkomplex des Nucleus cerebellaris internus (Fig. 8 d-f).

Der Nucleus cerebellaris intermedius zerfällt in mehrere Zellkomplexe, auf die ich nicht näher eingehen will (Fig. 8 a—e). An seinem rostralen Ende stellt dieser Kern eine lange Zellsäule dar, deren rostro-ventrales Ende die Verbindungsbrücke zwischen dem basalen Teil und der Formatio quadrangularis bildet (Fig. 8 e—f, vergleiche auch mit *Amazilia*, Fig. 6 a—b). Der Nucleus cerebellaris lateralis inferior erscheint als einfaches, rundliches Kerngebilde. Der Nucleus cerebellaris lateralis superior ist in zwei Teile gespaltet und steht in lockerer Verbindung mit der Formatio quadrangularis.

Die Vestibulariskerne sind ähnlich wie bei den bisher genannten Formen ausdifferenziert. Die Nuclei bigemini medialis und lateralis sind aber nicht scharf als Kerne begrenzbar und liegen eher hintereinander. Der Nucleus vestibularis lateralis ist schwach entwickelt. Die piriforme Region ist an Hand des Tractus vestibulo-cerebellaris leicht erkennbar, doch ist der Nucleus piriformis kaum von der Formatio quadrangularis abgrenzbar.

b) *Buteo buteo* (Mäusebussard)

Die Kleinhirnkerne von *Buteo* sind denjenigen von *Gallus* ähnlich. Caudal ist der Nucleus cerebellaris internus klar vom Nucleus cerebellaris intermedius zu unterscheiden. Rostral verschmilzt er jedoch mit dem Internus-Komplex, d.h. er wird zur Verbindungsbrücke zwischen diesem und der Formatio quadrangularis (vergleiche Fig. 2 a—e). Wie bei *Falco*, so existiert auch hier ein Nucleus cerebellaris internus ventralis. Ein Nucleus cerebellaris lateralis wie bei *Gallus* (Fig. 2 a—b) kann bei *Buteo* nicht festgestellt werden. Entsprechend dieser einfachen Ausdifferenzierung der Kleinhirnkerne sind keine Nuclei bigemini, sondern nur verstreute Bigeminus-Riesenzellen vorhanden, die sich unregelmässig zu Zellnestern zusammenlagern. Der Nucleus piriformis und ebenso die Nuclei vestibulares können nicht gefunden werden.

4. Zusammenfassung

Bis jetzt kennen wir einen psittaciformen, passeriformen und piciformen Faltentypus. In diesem Kapitel nun konnten wir einen meropiden, trochiliden und falconiden Faltentypus aufweisen. Engere Verwandschaften sind dabei zwischen *Amazilia* und *Merops* festzustellen, die beide eine Y-Form und die ventrale Zellsäule im Nucleus cerebellaris internus aufweisen; eine dorsale Spange finden

wir ferner bie *Merops* wie bei den *Passeriformes*, und der Nucleus cerebellaris intermedius besteht bei *Merops* wie bei Papageien und Spechten aus einem ungefalteten Hauptkomplex. Allen bisher untersuchten Faltenbildungen sind die rostrale U-Form und der basale Teil gemeinsam, der den Nucleus cerebellaris internus mit der Formatio quadrangularis verbindet (einzige Ausnahme bildet *Merops*).

Obwohl sich solche Gemeinsamkeiten oder Ähnlichkeiten aufzeigen lassen, hat jede Ordnung ihren eigenen, für sie spezifischen Faltentypus. Das will heissen, für jede Ordnung lässt sich ein Grundbauplan entwerfen, nachdem die Kleinhirnkerne mehr oder weniger stark in einzelne Teile aufgelöst sind, wobei neben komplexen Faltenbildungen in derselben Ordnung auch Arten mit vollkommen ungefalteten Kleinhirnkernen auftreten können, wie z.B. bei den *Coraciformes* und *Falconiformes*. Trotz dieser grossen Differenzierungsunterschiede, und das scheint mir wesentlich, existieren in keiner Ordnung zwei voneinader verschiedene Faltentypen.

An dieser Stelle will ich noch auf *Apus* eingehen, eine Form, welche unsere Regel, nach welcher die Kleinhirn- und Vestibulariskerne in ihrer Ausdifferenzierung unmittelbar voneinander abhängig sind, zu widerlegen scheint. *Apus* gehört, was den Nucleus cerebellaris internus betrifft, zu den Formen mit einfachen Kleinhirnkernen. Dagegen sind seine Vestibulariskerne, aber auch sein Nucleus cerebellaris intermedius und die beiden lateralen Kleinhirnkerne wie die entsprechenden Kerne der Passerinen und Psittaciformen ausdifferenziert. Rein anatomisch muss ich den Internus im Vergleich mit anderen Arten als Reduktion eines einmal gefalteten Kernes betrachten. Ähnlich stellt SENGLAUB (1964) fest, dass das Fehlen der Lobi II und III im Cortex von *Apus* als Reduktion aufzufassen ist, die nach Experimenten von WHITLOCK (1952) in Zusammenhang mit der Beinreduktion steht.

VII. ORDNUNGEN MIT UNGEFALTETEN KLEINHIRNKERNEN

Die in diesem Kapitel zusammengefassten Arten weisen einfache, ungefaltete Kleinhirnkerne auf. Mit relativ geringen Unterschieden, auf die ich kurz hinweisen will, sind alle diese Formen im wesentlichen *Gallus*-ähnlich ausdifferenziert.

1. CAPRIMULGIFORMES (Schwalmartige)

Caprimulgus europaeus (Ziegenmelker): Nur an Hand der Lage im Cerebellum und der ausziehenden Fasern (Tractus cerebello-bulbaris, Pedunculus cerebellaris superior) können die dem Nucleus cerebellaris internus, dem Intermedius und der Formatio quadrangularis homologen Zellbereiche auch bei

Caprimulgus gefunden werden; diese drei Komplexe sind beim Ziegenmelker vollkommen miteinander verschmolzen (vergleiche Fig. 9 a—c mit Fig. 2 a—e).

In der Vestibularisregion finden wir, wie bei allen bisher untersuchten Formen, multianguläre Riesenzellen, doch sind sie nicht wie bei *Gallus* in eine Bigeminusregion und einen Nucleus Deiters unterscheidbar. Die vollkommen zerstreuten Riesenzellen von *Caprimulgus* befinden sich dorsal und vor allem rostral der einstrahlenden Radix Nervi vestibularis, entsprechen somit in ihrer Lage dem Nucleus Deiters. Die drei Nuclei vestibulares medialis, lateralis und dorsalis, sowie der Nucleus piriformis, sind bei *Caprimulgus* wie bei allen in diesem Kapitel zusammengefassten Arten nicht auffindbar.

2. Strigiformes (Nachtraubvögel)

Strix aluco und *Asio otus* (Waldkauz und Waldohreule): Ein Unterschied in der Kernausdifferenzierung zwischen diesen zwei Arten ist kaum feststellbar. Bei beiden Formen sind die Nuclei cerebellares internus und intermedius klar erkennbar, doch fehlt der Nucleus cerebellaris lateralis. Der Intermedius verschmilzt an seinem vorderen Ende vollkommen mit der Formatio quadrangularis, während die Zellbrücke zwischen diesem Zellfeld und dem Nucleus cerebellaris internus nur schwach ausgebildet ist.

In der Vestibularisregion sind im Vergleich mit Gallus nur wenige Bigeminuszellen vorhanden, und diese konzentrieren sich kaum zu Zellnestern. Ferner will ich erwähnen, dass der Pedunculus olivaris bei den *Strigiformes* einen viel mächtigeren Umfang aufweist, als bei allen anderen untersuchten Arten. Es ist mir deshalb auch gelungen, den Nucleus angularis pars medialis, der nach Wallenberg (1964) vestibulär innerviert ist, als Ursprungsort dieses Faserbündels festzustellen (vergleiche die mächtige Ausbildung des Nucleus angularis pars medialis in Abb. 17 b: 53, ferner das Diagr. 4: 98 in der Arbeit von Stingelin 1965).

3. Cuculiformes (Kuckucksartige)

Cuculus canorus (Kuckuck): Im Nucleus cerebellaris internus ist eine Spaltung zu erkennen, ähnlich wie bei *Gallus* (Fig. 2 d). Die rostrale Verbindungsbrücke zwischen ihm und der Formatio quadrangularis ist eher schwach ausgebildet. Der Nucleus cerebellaris intermedius schnürt rostral einen medialen Ausläufer ab, der mit dem Nucleus cerebellaris internus verschmilzt (vergleiche die Appendix falciformis-Verbindung der Passerinen). Mit der Formatio quadrangularis steht der Intermedius durch ein paar lockere Zellen in Verbindung, die lagemässig den Nuclei cerebellares laterales der Passerinen usw. entsprechen. In der Vestibularisregion reichen die Bigeminuszellen nicht soweit caudal wie bei den *Passeriformes*, sind aber teilweise recht deutlich an zwei Stellen konzen-

triert, die den Nuclei bigemini medialis und lateralis entsprechen dürften. Eine piriforme Region kann an Hand des Tractus vestibulo-cerebellaris leicht gefunden werden, doch ist kein Nucleus piriformis von der Formatio quadrangularis zu unterscheiden.

4. Columbiformes (Taubenvögel)

Columba domestica (Haustaube): Die Nuclei cerebellares internus und intermedius sind caudal klar als zwei Kerne abzugrenzen. Rostral verschmelzen sie vollkommen mit der Formatio quadrangularis, ähnlich wie bei *Gallus*. Die Bigeminuszellen sind teilweise zu sehr dichten Zellnestern konzentriert und verschmelzen wie bei *Gallus* mit dem Nucleus Deiters.

5. Charadriiformes (Limikolen)

a) *Vanellus vanellus* und *Gallinago gallinago* (Kiebitz und Bekassine): Die Spaltung im Nucleus cerebellaris internus dieser zwei Arten tritt entschieden deutlicher in Erscheinung als bei *Gallus* (Fig. 2 d); rostral ist sogar schwach die Form eines U erkennbar. Trotzdem dürfen die Kleinhirnkerne von *Vanellus* und *Gallinago* als einfach bezeichnet werden, d.h. es liegt keine Faltenbildung vor. Der Nucleus cerebellaris steht mit dem Internus, ebenfalls mit der Formatio quadrangularis, nur in schwacher Zellverbindung. Am caudalen Ende des Intermedius ist ein zerstreutzelliger Nucleus cerebellaris lateralis ausgebildet (vergleiche *Gallus* Fig. 2 a—b). In der Vestibularisregion sind die Bigeminuszellen zu dichten Zellnestern konzentriert, doch möchte ich diese Zellgebilde nicht als Kerne bezeichnen.

b) *Glareola pratincola* (Brachschwalbe): Eine rostrale U-Form im Nucleus cerebellaris internus wie bei Vanellus oder Gallinago ist nicht vorhanden, und die Verbindungsbrücken zwischen dem Nucleus cerebellaris internus und der Formatio quadrangularis sind etwas breiter als bei Vanellus.

6. Gruiformes (Rallenartige)

a) *Fulica cristata* und *Aramides cajanea* (Kamm-Blesshuhn und Cajenneralle): Die Kleinhirnkerne beider Formen sind ähnlich ausgebildet wie diejenigen der Charadriiformen, doch eine rostrale U-Form im Nucleus cerebellaris internus fehlt.

b) *Turnix sylvatica* (Laufhühnchen): *Turnix* ist *Caprimulgus*-ähnlich ausgebildet. Die Formatio quadrangularis ist mit dem Nucleus cerebellaris intermedius vollkommen verschmolzen, und dieser ist nur schwach vom Nucleus cerebellaris intermedius abgrenzbar (vergleiche mit Fig. 9 a—c). Die wenigen in der ventralen

Formatio quadrangularis zerstreut liegenden Riesenzellen können nicht in Bigeminus- und Deiterszellen unterschieden werden.

7. Galliformes (Hühnervögel)

a) *Gallus domesticus* (Haushuhn): siehe Kapitel III.

b) *Phasianus colchicus* und *Coturnix coturnix* (Jagdfasan und Wachtel): Die Unterschiede zwischen diesen zwei Arten einerseits und *Gallus* domesticus andererseits sind so gering, dass wir auf nähere Beschreibungen verzichten können.

8. Anseriformes (Entenvögel)

Anas poecilorhyncha und *Aix galericulata* (Fleckschnabelente und Mandarinenente): Der rundliche, ungespaltete Nucleus cerebellaris internus steht rostral durch eine schmale Zellbrücke mit der Formatio quadrangularis in Verbindung. Der Nucleus cerebellaris intermedius schnürt wie bei den *Cuculiformes* einen medialen Ausläufer ab, der mit dem Nucleus cerebellaris internus verschmilzt. Der Intermedius ist ferner bis an sein rostrales Ende, das in schwache Verbindung mit der Zellbrücke von Internus und Formatio quadrangularis tritt, klar gegen den Internus abgrenzbar. Ein Nucleus cerebellaris lateralis tritt deutlich in Erscheinung. Gegen rostral bilden seine Zellen eine Verbindung zwischen dem Nucleus cerebellaris intermedius und der Formatio quadrangularis. Die in der einstrahlenden Radix Nervi vestibularis liegenden Zellen konzentrieren sich teilweise zu kernartigen Gebilden, dürften somit dem Nucleus vestibularis lateralis entsprechen.

9. Ciconiiformes (Stelzvögel)

a) *Threskiornis aethiopica* (heiliger Ibis): Der Nucleus cerebellaris internus weist eine recht deutliche Spaltung auf. Seine Verbindung zur Formatio quadrangularis ist nicht so breit wie bei *Gallus*. Der Nucleus cerebellaris intermedius steht nur in lockerer Verbindung sowohl mit der Formatio quadrangularis als auch mit dem Nucleus cerebellaris internus. Eine Zellnestbildung in der Bigeminusregion ist nur angedeutet.

b) *Ixobrychus minutus* (Zwergrohrdommel): Im Vergleich mit Threskiornis ist Ixobrychus eher Caprimulgus-ähnlich ausdifferenziert.

10. Phoenicopteriformes (Flamingos)

Phoenicopterus chilensis (chilenischer Flamingo): Die Kernverhältnisse sind ähnlich wie diejenigen von *Ixobrychus*, doch besitzt *Phoenicopterus* einen ausgesprochen grossen Nucleus cerebellaris internus ventralis.

11. Rheiformes (Neuwelt-Laufvögel)

Rhea americana (Nandu): Die Kleinhirnkerne sind denjenigen von *Gallus* sehr ähnlich, doch fehlt der Nucleus cerebellaris lateralis.

12. Sphenisciformes (Pinguine)

Spheniscus humboldti (Humboldtpinguin): Die Kleinhirnkerne von *Spheniscus* können gut mit denjenigen der *Strigiformes* verglichen werden. Der Nucleus cerebellaris internus steht nur in lockerer Verbindung sowohl mit dem Intermedius als auch mit der Formatio quadrangularis, dagegen verschmilzt der Intermedius rostral breit mit der Formatio quadrangularis. Ein Nucleus cerebellaris lateralis ist nicht vorhanden. In der Vestibularisregion scheinen zwei Bigeminuskerne ausgebildet zu sein, doch verschmelzen die beiden kernartigen Gebilde unregelmässig miteinander oder lösen sich in weitere Zellnester auf.

13. Zusammenfassung

Alle Formen mit einfachen, ungefalteten Kleinhirnkernen weisen nur geringe Modifikationen auf, sowohl in der Ausdifferenzierung der Vestibularisregion als auch in der Ausbildung der Kleinhirnkerne. Am stärksten variieren die Verbindungsarten zwischen den Nuclei cerebellares internus, intermedius und der Formatio quadrangularis. Diese drei Kernbezirke sind gut gegeneinander abgrenzbar und treten nur schwach miteinander in Verbindung wie bei *Cuculus* und den *Charadriiformes*. Das andere Extrem bildet *Caprimulgus*, bei dem alle drei Komplexe vollkommen verschmolzen sind. Dazwischen existieren alle möglichen Übergangsformen. Als weitere Modifikation kann eine Spaltung, eventuell eine schwache U-Form im Nucleus cerebellaris internus auftreten wie bei *Vanellus*. Ferner kann der Nucleus cerebellaris lateralis (Homologon der Nuclei cerebellares laterales inferior und superior) fehlen oder als Zellbrücke zwischen dem Nucleus cerebellaris intermedius und der Formatio quadrangularis vorhanden sein wie bei *Gallus*. Gemeinsam ist allen in diesem Kapitel untersuchten Formen, neben den beiden grossen Kleinhirnkernen, der Nucleus cerebellaris internus ventralis, der im Extremfall von *Phoenicopterus* nahezu denselben Umfang hat wie der Nucleus cerebellaris internus selbst.

In der Vestibularisregion sind bei allen diesen Formen keine Nuclei bigemini, sondern nur zerstreute Bigeminus-Zellen ausgebildet. Diese Riesenzellen können allerdings mehr oder weniger dichte Zellnestbildung aufweisen wie bei *Spheniscus* oder *Vanellus*, meist aber liegen sie vollkommen in den Fasern des Kleinhirnstieles zerstreut. Die Bigeminuszellen sind zudem nicht eindeutig gegen die Riesenzellen des Nucleus Deiters abgrenzbar. Diese zwei Zellregionen sind im Extremfall von *Caprimulgus* sogar vollständig miteinander verschmolzen, so dass nur noch

von zerstreuten Deiterszellen gesprochen werden kann. Allen Formen mit ungefalteten Kleinhirnkernen ist ferner gemeinsam, das die Nuclei vestibulares medialis, lateralis und dorsalis, sowie der Nucleus piriformis, nicht ausgebildet sind. Auch ein Nucleus tangentialis ist nicht vorhanden, höchstens einzelne zerstreute Tangentialis-Zellen.

VIII. ERGEBNISSE UND DISKUSSION

1. Anatomische Ergebnisse

Trotz grosser Variationen der Kleinhirn- und Vestibulariskerne innerhalb der Vögel, ist eine Homologisierung der verschiedenen Kerngebiete durch Lagevergleich und Faserverbindungen möglich. Im Kleinhirn aller Vögel können wir einen medialen Nucleus cerebellaris internus von einem lateralen Nucleus cerebellaris intermedius abgrenzen. In der Vestibularisregion liegt ein dreieckiges Zellfeld caudal der einstrahlenden Radix Nervi vestibularis: die Formatio vestibularis descendens; die Formatio quadrangularis liegt rostral und dorsal der einstrahlenden Vestibulariswurzel. Ebenfalls rostral der Radix Nervi vestibularis sind bei allen Vögeln die multiangulären Riesenzellen des Nucleus Deiters zu finden.

Mit geringen Lageverschiebungen können alle diese Kerne und Zellfelder auch bei den Reptilien nachgewiesen werden (vergleiche die Arbeit von Weston 1936). So liegen die Kleinhirnkerne (Weston nennt sie Nuclei cerebellares medialis und lateralis) nicht so weit median wie bei den Vögeln, und die Formatio quadrangularis (Westons Nucleus vestibularis superior und Nucleus vestibularis dorsolateralis) hat eher eine rostro-caudale, bei den Vögeln eine dorso-ventrale Ausdehnung. Auf einen Unterschied will ich noch hinweisen, dass nämlich der Nucleus Deiters der Reptilien in zwei Kerne gespalten sein kann (Westons Nucleus vestibularis ventro-lateralis pars lateralis und Nucleus vestibularis ventro-lateralis pars dorsalis und pars ventralis), was bei den Vögeln niemals zu beobachten ist (dieser gespaltene Nucleus Deiters darf nicht verwechselt werden mit den beiden Nuclei bigemini). Bei den Reptilien wie bei den Vögeln finden wir somit, sowohl im Kleinhirn als auch in der Vestibularisregion, dieselben Grundbestandteile, d.h. dieselben Basis-Zellfelder oder -Kerne.

Neben diesen Basis-Kerngebieten sind aber bei gewissen Vogelgruppen weitere Kerne zu beobachten. Um die Herkunft dieser erklären zu können, wollen wir die mannigfachen Variationen in der Ausbildung der Kleinhirn- und Vestibulariskerne zu einer hypothetisch phylogenetischen Reihe ordnen und dabei drei Stufen unterscheiden.

1) Die zwei Kleinhirnkerne sind mit der Formatio quadrangularis vollkommen verschmolzen. Es existieren nur zerstreute Deiters-Zellen.

2) Die Kleinhirnkerne Internus und Intermedius sind klar als zwei Kerne erkennbar, nur an ihrem vorderen Ende verschmelzen sie breit mit der Formatio quadrangularis. Lateral des Nucleus cerebellaris intermedius liegt der Nucleus cerebellaris lateralis. Dorsal und caudal des Nucleus Deiters befinden sich die zerstreuten Bigeminus-Riesenzellen. In den einstrahlenden Fasern der Vestibulariswurzel liegen zerstreute Tangentialis-Zellen.

3) Die Nuclei cerebellares internus und intermedius zerfallen in einzelne Komplexe (Faltenbildung). Nur der Internus ist noch durch eine schmale Zellbrücke mit der Formatio quadrangularis verbunden. Der Nucleus cerebellaris lateralis zerfällt in einen Nucleus cerebellaris lateralis inferior und einen Nucleus cerebellaris lateralis superior. Die Bigeminus-Riesenzellen konzentrieren sich zu den Nuclei bigemini. In der Nähe der Formatio vestibularis descendens liegen die drei Nuclei vestibulares medialis, lateralis und dorsalis. In der Formatio quadrangularis ist der Nucleus piriformis, eventuel ein „Nucleus vestibulo-cerebellaris" ausdifferenziert. Die Tangentialis-Zellen konzentrieren sich zum Nucleus tangentialis.

Diese drei Stufen werden repräsentiert von 1) *Caprimulgus* (Fig. 9), 2) *Gallus* (Fig. 2) und 3) *Turdus* (Fig. 1). Ohne die drei Formen auseinander ableiten zu wollen, sollen sie uns als Modell für phylogenetische Stadien dienen. Durch diese Stufenfolge will ich nun versuchen, die Herkunft der einzelnen Kerne zu erklären.

Betrachten wir zuerst die Nuclei cerebellares internus und intermedius und berücksichtigen dabei folgende Tatsachen: Die Kleinhirnkerne der Vögel, welche einen kompliziertgefurchten Cerebellumcortex (Lobus I—X nach LARSELL) aufweisen, liegen viel medialer und dorsaler als bei den Reptilien mit ungefurchtem Cortex. Die Kleinhirnkerne sind von eben diesem Cortex her afferent. Ferner wird mit stärkerer Spezialisation der Kleinhirnkerne (Faltenbildung) ihre Verbindung zur Formatio quadrangularis immer schwächer. An Hand dieser drei Sachverhalte erachte ich folgende Aussagen als erwiesen: CRAIGIE schreibt (1928: 430): „The cerebellar nuclei are originally bulbar in situation and have been drawn up to the position which they occupy in higher vertebrates by neurobiotactic attraction of the Purkinje axons" und HUBER, CROSBY (1960: 768): „These connections (Verbindungsbrücken zwischen Formatio quadrangularis und Nucleus cerebellaris internus) suggest a genetic relation between the cerebellum and the gray of the frontal vestibular area". Mit anderen Worten: Die Kleinhirnkerne sind im Laufe der Phylogenese aus der Formatio quadrangularis hervorgegangen.

Durch diese drei hypothetischen Stufen in der phylogenetischen Reihe lässt sich auch die Herkunft der zwei Nuclei cerebellares laterales inferior und superior aufweisen. Bei hochdifferenzierten Formen wie *Turdus* liegen sie völlig isoliert, bei Arten mit etwas einfacherer Faltenbildung in den

Kleinhirnkernen verschmilzt der Lateralis superior an seinem vorderen Ende mit der Formatio quadrangularis und der Lateralis inferior ist in Zellverbindung mit dem Intermedius (z.B. bei *Parus*). Der Nucleus cerebellaris lateralis, das Homologon der beiden lateralen Kleinhirnkerne bei *Gallus*, bildet einen laterale Ausbuchtung des Intermedius und verschmilzt gegen rostral mit der Formatio quadrangularis. Da die zwei lateralen Kleinhirnkerne nur bei hochdifferenzierten Formen mit schwacher Verbindung zwischen dem Nucleus cerebellaris internus und der Formatio quadrangularis auftreten, liegt der Schluss nahe, dass die beiden Nuclei cerebellares laterales inferior und superior ehemalige Verbindungsbrücken zwischen dem Nucleus cerebellaris intermedius und der Formatio quadrangularis darstellen.

Auch die Herkunft der verschiedenen vestibulären Kerne lässt sich durch diese hypothetische Stufengliederung erklären. Wir stellten fest, dass die multiangulären Riesenzellen in der obersten Stufe von *Turdus* zwei völlig vom Nucleus Deiters isolierte Kerne bilden, die sogenannten Nuclei bigemini. Bei Formen mit einfachen, ungefalteten Kleinhirnkernen liegen in der Region dieser zwei Kerne zerstreute Bigeminus-Zellen, die mit den Riesenzellen des Nucleus Deiters mehr oder weniger stark verschmelzen. Auf der Stufe von *Caprimulgus* schliesslich können keine Bigeminusregion, sondern nur zerstreute Riesenzellen rostral der Vestibulariswurzel gefunden werden: ein zerstreutzelliger Nucleus Deiters (vergleiche Reptilien). Berücksichtigen wir noch die Tatsache, dass die Efferenzen dieser Bigeminus-Zellen (Tractus bigemino-spinalis) mit den Efferenzen des Nucleus Deiters zu einem Faserbündel verschmelzen (Tractus Deitero et bigemino-spinalis), so bedarf es keiner weiteren Argumente, um einzusehen, dass die Bigeminus-Zellen, bzw. die Nuclei bigemini, Abkömmlinge des Nucleus Deiters darstellen.

Die Nuclei vestibulares medialis, lateralis und dorsalis, alle drei charakterisierbar an ihren dünnen, nach dorsal zum Cerebellum ziehenden efferenten Neurofibrillen, sind nur vorhanden bei Formen mit gefalteten Kleinhirnkernen und ausgebildeten Nuclei bigemini. Doch kann festgestellt werden, dass bei einfacher Faltenbildung der Nucleus vestibularis medialis *(Melopsittacus)*, ebenfalls der Nucleus vestibularis dorsalis *(Agapornis)*, nur als einzelne zerstreute Zellen in der lateralen, bzw. dorsalen Formatio vestibularis descendens erkannt werden können. Es ist einleuchtend, dass diese drei Kerne aus der Formatio vestibularis descendens entstanden sind. Die Lage der Nuclei vestibulares medialis und lateralis kann durch den ARIENS KAPPERS'schen Begriff der Neurobiotaxis erklärt werden (diese zwei Kerne sind von der Vestibulariswurzel her afferent innerviert).

Auch der Nucleus piriformis tritt nur bei Arten mit gefalteten Kleinhirnkernen auf. Er stellt eine Schaltstation des Tractus vestibulo-cerebellaris dar, der seinen Ursprung im Nucleus tangentialis hat. Da dieser Nucleus tangentialis

aber bei allen Formen mit einfach ausgebildeten Kleinhirnkernen fehlt (eventuell sind einige zerstreute Tangentialis-Zellen vorhanden), ist auch der Tractus vestibulo-cerebellaris und somit auch der Nucleus piriformis nicht ausgebildet. Dieser Nucleus piriformis ist somit eine spezielle Ausdifferenzierung der Formatio quadrangularis.

2. Versuch einer Deutung

Stellen wir die Formen mit gefalteten Kleinhirnkernen und gut ausdifferenziertem Vestibularissystem nochmals zusammen:

Passeres	*Meropidae*
Psittaciformes	*Trochilidae*
Pici	*Falconidae*

so erkennen wir, dass mit Ausnahme der *Falconidae* alle Ordnungen und Familien mit Faltenbildung zu den *Coraciomorphae* nach Gadow gehören, d.h. zu den höher evoluierten Vögeln. Ferner konnte ich nachweisen, dass jede Ordnung einen spezifischen Faltentypus aufweist. Innerhalb einer Ordnung aber liegt derselbe Grundplan der Faltenbildung vor: die Faltenbildung kann somit als genetisch fixiert betrachtet werden. Ähnliches stellt Senglaub (1964) für das Furchungsmuster der Kleinhirnrinde fest.

Es stellt sich nun die Frage, wie diese Faltenbildung in den Kleinhirnkernen entstanden ist oder worin die funktionelle Bedeutung dieses Phänomenes liegt. Diese Frage soll vorerst von einem morphologischen Standpunkt aus beleuchtet werden, später gehe ich auf eine funktionelle Deutung ein.

a) *Diskussion der morphologischen Befunde*

Wir haben feststellen können, dass bei Formen mit Faltenbildung die Dichte der Kleinhirnkernzellen gross ist, wärend bei Formen mit einfachen Kleinhirnkernen die Zelldichte eher gering ist, die Zellen liegen regellos zwischen den Fasern zerstreut (siehe Definition der Faltenbildung). Um zu diesem Sachverhalt Stellung nehmen zu können, müssen wir uns die wichtigsten Faserverbindungen des Cerebellums kurz vergegenwärtigen. Nach Shimazono und anderen Autoren ziehen Fasern aus dem Rückenmark, dem Tectum opticum, dem Trigeminus- und Vestibularisnerven usw. zum Cortex. Von dort werden die Reize über die Purkinjezellen zu den Kleinhirnkernen geleitet, und von diesen ziehen efferente Fasern zu motorischen Zentren der Medulla oblongata und des Mesencephalon. Das Kleinhirn ist somit nicht ein direktes motorisches Zentrum, sondern dient nach heutiger Auffassung vor allem der Bewegungskoordination.

Um die Lage der Kleinhirnkerne zu erklären, gebrauchte Craigie den Begriff der Neurobiotaxis (nach Ariens Kappers: motorische Kerne werden in diejenige Richtung verlagert, von woher sie ihre Afferenzen erhalten). Unter „Neurobiotaxis“ in einem weiteren Sinne könnten wir aber auch verstehen,

dass motorische Kerne verschieden ausgebildet sind, je nach der strukturellen Differenzierung desjenigen Bereiches, unter dessen Einfluss sie stehen. In unserem Falle ist es der Cortex, welcher einen Einfluss auf die Struktur der Kleinhirnkerne ausüben könnte.

Den Cerebellumcortex, der bei allen Wirbeltieren die charakteristische Dreigliederung von Molekular-, Purkinjezell- und Granularschicht aufweist, müssen wir unter zwei Gesichtspunkten betrachten: 1) vom Furchungsmuster her (Lobus I—X nach LARSELL), d.h. unter dem Aspekt der Flächenvergrösserung, und 2) von der histologischen Differenzierung her.

zu 1): Das Furchungsmuster (Lobus I—X) wurde von SENGLAUB (1964) untersucht: Die Körpergrösse ist proportional zur Kleinhirngrösse und diese wiederum ist proportional zum Furchungsmuster, allerdings mit Einschränkungen, die uns hier aber noch nicht interessieren. Ein Vogal mit grossem Körpergewicht besitzt also ein grosses Kleinhirn mit einem entsprechendend komplexen Furchungsmuster von Lobus I—X und umgekehrt.

zu 2): Die histologische Differenzierung des Cortex untersuchte ich an Hand der Purkinjezellen, indem ich bei verschiedenen Arten jeweils in einer konstanten Fläche von 0.38 mm^2 die Anzahl der Purkinjezellen ermittelte (Tabelle 2).

TABELLE 2

Anzahl der Purkinjezellen pro 0,38 mm^2 und Vergleich mit dem Körpergewicht

Arten	Purkinjezellen	Körpergewicht
Spheniscus humboldti	36	über 300 gr
Buteo buteo	43	
Cacatua galerita	44	
Corvus corone	54	
Falco subbuteo	57	
Columba domestica	61	zwischen 300 und 30 gr
Agapornis fischeri	61	
Coracias garrulus	62	
Ixobrychus minutus	65	
Vanellus vanellus	69	
Cuculus canorus	70	
Turdus merula	72	
Merops apiaster	74	
Caprimulgus europaeus	82	
Melopsittacus undulatus	83	
Apus apus	85	
Passer domesticus	88	
Turnix sylvatica	93	unter 30 gr
Parus major	97	
Muscicapa striata	115	
Amazilia tzacatl	121	
Delichon urbica	131	

Die in Tabelle 2 angegebenen Werte sind Mittelwerte von mindestens jeweils fünf Auszählungen. Ich möchte betonen, dass bei einigen Formen die Streuung der Zahlenergebnisse sehr gross ist, wobei ich entsprechend mehr Zählungen vornahm, um einigermassen gesicherte Resultate zu erhalten. In der Literatur wird öfters behauptet, die Verteilung der Purkinjezellen im Cortex sei konstant. Durch meine Untersuchungen bin ich geneigt, eher das Gegenteil anzunehmen.

Aus diesen Untersuchungen können wir folgende Gesetzmässigkeit herleiten: Bei hohem Körpergewicht und entsprechend grossem Kleinhirn ist die Zahl der Purkinjezellen eher gering und die einzelnen Zellen liegen ziemlich zerstreut, während bei Kleinformen die Anzahl und Dichte der Purkinjezellen sehr gross ist *(Delichon)*. Weiter konnte ich beobachten, dass bei Grossformen die Purkinjezellen viel grösser sind als bei Kleinformen (bei *Spheniscus* z.B. sind die Purkinjezellen flächenmässig (!) dreimal grösser als bei *Delichon*, doch wurden genauere Messungen nicht durchgeführt). Wir erhalten somit folgendes Ergebnis: Die Kleinhirngrösse ist umgekehrt proportional zur relativen Anzahl und Dichte der Purkinjezellen und direkt proportional zur Grösse der Purkinjezellen. Fassen wir diese Ergebnisse mit denjenigen SENGLAUBS in eine Formel:

$$\begin{matrix}\text{Körper-}\\ \text{grösse}\end{matrix} \sim \begin{matrix}\text{Kleinhirn-}\\ \text{grösse}\end{matrix} \sim \begin{matrix}\text{Cortex-}\\ \text{furchung}\end{matrix} \sim \begin{matrix}\text{Purkinje}\\ \text{zellgrösse}\end{matrix} \sim \frac{1}{\begin{matrix}\text{Anzahl und Dichte}\\ \text{der Purkinjezellen}\end{matrix}}$$

Aus dieser Formel könnte folgender Schluss gezogen werden: Da wegen der mehr oder weniger konstanten Dicke von Molekular- und Granularschicht dem Furchungsmuster und somit der Flächenvergrösserung des Cortex rein geometrische Grenzen gesetzt sind, ist bei Kleinformen mit entsprechend geringer Cerebellumoberfläche die Funktion des Cortex durch eine Vermehrung der Purkinjezell-Anzahl aufrecht erhalten worden.

Nun lässt sich aber feststellen, dass die Ordnungen und Familien, welche Faltenbildung in den Kleinhirnkernen aufweisen, vor allem aus Kleinformen bestehen, deren Cerebellumcortex eine grosse (relative) Anzahl und Dichte der Purkinjezellen aufweisen. Es liegt somit nahe, die Faltenbildung mit dieser Tatsache in Verbindung zu setzen: die zahlenmässige Vermehrung und Verdichtung der Purkinjezellen zog im Laufe der Phylogenese eine zahlenmässige Vermehrung und somit Verdichtung der Kleinhirnkernzellen nach sich. Dadurch stellte sich aber ein räumliches Problem für die afferenten und efferenten Fasern der Kleinhirnkerne. Es liegt nahe anzunehmen, dass die Verdichtung der Kleinhirnkernzellen aus faseranatomischen Gründen notwendigerweise eine Auflösung der Kerne in einzelne Teile nach sich zog: Faltenbildung. Ähnlich versuchten HUBER und CROSBY (1960) das Phänomen der Faltenbildung zu erklären: „This folding of cerebellar gray permits of more definite localisation of afferent and efferent paths“.

Ist diese Annahme richtig, so bewirkt eine grosse Dichte und Anzahl der Purkinjezellen immer auch Faltenbildung in den Kleinhirnkernen. Dies ist aber nicht der Fall, denn es existieren Kleinformen wie *Turnix*, *Coturnix* usw., die trotz grosser Dichte und grosser, relativer Anzahl (bezogen auf die konstante Fläche von 0,38 mm^2) der Purkinjezellen keine Verdichtung der Zellen in den Kleinhirnkernen aufweisen und somit auch keine Faltenbildung. Unsere hypothese über eine mögliche Enstehung der Faltenbildung scheint somit hinfällig zu sein.

Um diese Hypothese jedoch eindeutig verneinen zu können, wären weitere Untersuchungen notwendig. Es müsste z.B. versucht werden, eine bessere Vergleichsbasis zu schaffen durch Elimination des Körpergewichtes und eventuell auch des Kleinhirngewichtes, denn SENGLAUB stellt fest, dass „bei gleicher absoluter Kleinhirngrösse die Kleinhirne ranghoher Formen (*Psittaci-*, *Passeriformes)* eine stärkere Oberflächengliederung besitzen als die der wenig cephalisierten *(Galli-*, *Columbiformes)*" (: 43). Diese stärkere Furchung bei ranghohen Formen müsste quantitativ erfasst werden, denn es wäre denkbar, dass die grössere Cortexfläche und damit möglicherweise verbunden eine grössere, absolute Anzahl der Purkinjezellen einer Passeriformen im Vergleich mit einer gleichschweren Galliformen-Art doch die Faltenbildung in den Kleinhirnkernen beeinflusst haben könnten.

Wir sind von der Tatsache ausgegangen, dass die Zelldichte gross ist bei gefalteten, gering bei einfachen, ungefalteten Kleinhirnkernen. Dies trifft nicht zu für *Corvus* und *Cacatua*, deren Zelldichte in den Kleinhirnkernen ungefähr derjenigen von *Gallus* oder *Turnix* mit ungefalteten Kleinhirnkernen entspricht. Auf diesen Spezialfall muss deshalb noch eingegangen werden. Allgemein scheint zu gelten, dass eigentliche Faltenbildung (grosse Dichte in den Kleinhirnkernzellen) nur bei Kleinformen auftritt. Das Körpergewicht von *Corvus* und *Cacatua* jedoch beträgt cirka 0,5 Kilogramm, befindet sich somit an der oberen Grenze des Körpergewichtes der Vögel mit Faltenbildung in den Kleinhirnkernen. Diese beiden Formen scheinen ihrer Grösse gemäss gefaltete Kleinhirnkerne nicht „nötig" zu haben, und weisen nur deshalb Faltenbildung auf, weil sie einer Gruppe angehören, in welcher Faltenbildung phylogenetisch determiniert ist.

b) *funktionelle Deutung*

In den folgenden Abschnitten wollen wir versuchen die Faltenbildung in den Kleinhirnkernen von der Funktion her zu verstehen. Wie schon erwähnt, wird heute angenommen, dass die hauptsächliche Funktion des Cerebellums in der Koordination der Bewegungen besteht. Das Bewegungsmuster der Vögel kann im wesentlichen in Flug, Bein- und Schnabelbewegungen aufgelöst werden. Eine Bewertung dieser verschiedenen Bewegungsweisen ist äusserst schwierig. Es müsste zuerst die Frage geklärt werden, inwieweit die Flugbewegungen stärker

bewertet werden müssen im Vergleich mit Bein- oder Schnabelbewegungen. Ferner müssten für die einzelnen Bewegungen bestimmte Kriterien zur Beurteilung geschaffen werden. Der Flugtypus z.B. könnte unter dem Gesichtspunkt der Schlagfrequenz der Flügel pro Zeiteinheit einerseits und andererseits unter dem Gesichtspunkt der Wendigkeit des Fluges betrachtet werden. Dabei müssten wiederum genaue Kriterien zur Beurteilung für die Verstellbarkeit des Flügels zur Kontrolle der Flugrichtung oder zur Herstellung des Gleichgewichtes geschaffen werden, usw. Solche vergleichende Untersuchungen sind bis heute nicht durchgeführt worden; wir müssen uns deshalb auf einige Hinweise beschränken.

Versuchen wir, uns die drei augenfälligsten Bewegungskomplexe: Flug, Bein- und Schnabelbewegungen bei den Formen mit Faltenbildung in den Kleinhirnkernen, die ich kurz als Gruppe B bezeichnen will, vorzustellen. Diese Formen verfügen im allgemeinen über sehr differenzierte Bewegungsweisen. Die Schlagfrequenz der Flügel ist gross, einen Extremfall stellen die Kolibris dar. Auch die Verstellbarkeit der Flügel und damit die Wendigkeit des Fluges kann bei diesen Formen als fein bis sehr fein nüanciert bezeichnet werden. Ähnlich differenziert dürften bei der Gruppe B die Bewegungen der Beine sein, z.B. die Kletterfüsse der Spechte und Papageien. Auch der Schnabel ist sehr gut ausgebildet und vielseitig verwendbar, so wird er z.B. von den Papageien als Lokomotionsorgan benutzt, die *Passeriformes* flechten das Nest ausserordentlich geschickt mit Hilfe des Schnabels.

Vergleichen wir die Bewegungstypen der Vertreter aus der Gruppe B mit den Formen der Gruppe A, d.h. den Arten mit einfachen, ungefalteten Kleinhirnkernen, so stellen wir fest, dass sowohl die Schlagfrequenz der Flügel, wie auch ihre Verstellbarkeit bei den Vertretern dieser Gruppe A nicht sehr gross ist, z.B. bei den *Coraciformes* (*Upupa* und *Coracias*), *Falconiformes* (ohne *Falconidae*), *Gruiformes*, *Galliformes*, *Anseriformes*, *Ciconiiformes* und den *Rheiformes*, welche allerdings eine Extremsituation darstellen. Diese Festellung trifft aber sicher nicht zu für das Fliegen von *Caprimulgus* oder die extreme Spezialisation des Fluges von *Apus*. Dem Fluge nach wären diese beiden Formen der Gruppe B zuzuordnen, doch sind die Beine des Ziegenmelkers sehr stark, die des Seglers fast völlig verkümmert (siehe Zusammenfassung des Kapitels VI). Auch die Bewegungsmöglichkeiten des Schnabels sind bei den Formen der Gruppe A nicht besonders gross.

Bei einer solchen Gegenüberstellung der Bewegungsweisen von Gruppe A und B bilden die *Strigiformes* eine Ausnahme. Ihr Flug ist sehr gut, ihre Beine sind zu Greiforganen spezialisiert. Auf Grund dieser Kriterien wären die *Strigiformes* der Gruppe B zuzuordnen, ihre Kleinhirnkerne sind aber einfach ausgebildet. Allerdings ist bei den Nachtraubvögeln eine von allen anderen Vögeln verschiedene Art der Orientierung ausgebildet und damit verbunden eventuell auch eine andere Bewegungskoordination. Ein möglicher Hinweis hierzu ist die

extreme Grösse der Hörkerne Nuclei laminaris, magnocellularis, angularis und des Lemniscus lateralis bei den *Strigiformes* (STINGELIN 1965).

Auf die Frage: Wehalb eine Faltung in den Kleinhirnkernen entstanden ist, könnte nun folgende Antwort gegeben werden: Würden wir die Bewegungskomplexe (Flug, Bein-, Schnabelbewegungen usw.) der Vertreter von Gruppe A und B nach bestimmten, punktmässig zu erfassenden Kriterien miteinander vergleichen, so würden die Formen der Gruppe B eine durchwegs höhere „Punktezahl" erreichen als die Formen der Gruppe A. Das will heissen, dass die Arten der Gruppe B ein breites Spektrum an Bewegungsmöglichkeiten aufweisen. Oder negativ ausgedrückt: Die Formen der Gruppe A sind in ihren Bewegungsmöglichkeiten eingeschränkt. Mit dieser grösseren Freiheit an Bewegungen innerhalb der Arten der Gruppe B musste auch eine andere Bewegungskoordination geschaffen werden. Diese neue oder andere Art der Bewegungskoordination wurde durch die Faltenbildung der Kleinhirnkerne erreicht.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Im Kleinhirn und in der Vestibularisregion der Vögel treten zwischen den einzelnen Ordnungen grosse Unterschiede in der Ausbildung, aber auch in der Anzahl der Kerne auf. In dieser Arbeit wird die Frage aufgeworfen, ob diese Kerne auf ein Grundschema zurückgeführt werden können, d.h. lassen sich zwischen den verschiedenartig ausdifferenzierten Kernen eindeutige Homologien feststellen.

2. Als Grundlage der Nomenklatur werden die fundamentalen Untersuchungen von CAJAL (1908) benutzt und mit den wichtigsten Arbeiten jüngerer Autoren verglichten, so vorallem mit BARTELS, CRAIGIE und SANDERS (siehe Tabelle 1).

3. Auf Grund der Lageverhältnisse und Faserverbindungen können bei allen Vögeln und auch bei den Reptilien folgende Kerne und Zellfelder beobachtet werden: Im Kleinhirn lässt sich ein Nucleus cerebellaris internus von einem Nucleus cerebellaris intermedius unterscheiden (in der Literatur oft als Nuclei cerebellares medialis und lateralis bezeichnet). In der Vestibularisregion liegt caudal der Radix Nervi vestibularis die Formatio vestibularis descendens, während sich die Formatio quadrangularis rostral dorsal der einstrahlenden Vestibulariswurzel befindet. Der Nucleus Deiters ist bei allen Vögeln vorhanden und kann eindeutig mit dem Deiters der Reptilien homologisiert werden.

4. Während bei den meisten Vögeln die Nuclei cerebellares internus und intermedius als einfache, rundlich bis ovale Kernbereiche ausgebildet sind, deren Zelldichte gering ist, weisen diese zwei Kleinhirnkerne der *Passeres*, *Psittaciformes*,

Pici, *Meropidae*, *Trochilidae* und *Falconidae* Faltenbildung auf, d.h. die Zellen der Kleinhirnkerne konzentrieren sich zu bestimmten Komplexen, die alle miteinander in Verbindung stehen (Abb. 1-6). Diese Faltenbildung ist wie das Furchungsmuster des Cortex (Lobus I-X) genetisch fixiert, d.h. es lässt sich ein passeriformer von einem psittaciformen Faltentypus unterscheiden usw.

5. Bei allen Vögeln sind die zwei Nuclei cerebellares internus und intermedius oder mindestens einer der beiden mit der Formatio quadrangularis in Verbindung. Während bei Vögeln mit einfachen Kleinhirnkernen und bei Reptillen diese drei Kernbereiche breit miteinander verschmolzen sind, besteht bei Vögeln mit gefalteten Kleinhirnkernen nur noch eine schwache Verbindung vom Nucleus cerebellaris internus mit der Formatio quadrangularis. In Übereinstimmung mit der ARIENS KAPPERS'schen Auffassung der Neurobiotaxis, können wir annehmen, dass die Kleinhirnkerne, angezogen durch ihre afferenten Fasern vom Cortex her, aus der Formatio quadrangularis entstanden sein müssen. Die kleinen, einfachen Nuclei cerebellares laterales inferior und superior, die nur bei Formen mit gefalteten Kleinhirnkernen auftreten, werden als ehemalige Verbindungsbrücken von Nucleus cerebellaris intermedius und Formatio quadrangularis gedeutet.

6. Parallel zur Faltenbildung in den Kleinhirnkernen ist immer auch ein ausgeprägtes Vestibularissystem vorhanden. Auf Grund von Lage und Faserverbindungen wird klar, dass die Bigeminus-Riesenzellen nach dorsal verschobene Deiters-Riesenzellen darstellen. Diese Bigeminusregion konzentiert sich bei Formen mit Faltenbildung in den Kleinhirnkernen zu den Nuclei bigemini lateralis und medialis. Die Nuclei vestibulares dorsalis, medialis und lateralis, Abkömmlinge der Formatio vestibularis descendens, treten ebenfalls nur bei gefalteten Kleinhirnkernen auf, ebenso der Nucleus piriformis, eine Sonderbildung der Formatio quadrangularis.

7. Die Frage wird diskutiert, wie und weshalb diese Faltenbildung in den Kleinhirnkernen entstanden ist.

SUMMARY

1. Between orders of birds there exist many differences with regard to the structure and number of the nuclei of the cerebellum and of the vestibular region. The aim of this work is to clarify the problem of homologies between the different nuclei of these areas.

2. As a basis for nomenclature we used the fundamental studies of CAJAL 1908. This work is confronted with the most important researches of the later authors, such as BARTELS, CRAIGIE and SANDERS, see table 1.

3. An analysis of the anatomy of fibers and the relative topography demonstrated the following nuclei and cell areas in all birds and also in reptiles: In the cerebellum there are a Nucleus cerebellaris internus and a Nucleus cerebellaris intermedius (in literature often called Nuclei cerebellares medialis and lateralis). In the vestibular region there exists a Formatio vestibularis descendens caudally of the Radix Nervi vestibularis, whereas the Formatio quadrangularis is situated rostrally dorsally of the vestibular root. The Nucleus Deiters exists in all birds and can evidently be homologised with the Deiters of reptilies.

4. The Nuclei cerebellares internus and intermedius of most birds are simple oval or spherical areas with rather scattered cells. But the cerebellar nuclei of the *Passeres*, *Psittaciformes*, *Pici*, *Meropidae*, *Trochilidae* and *Falconidae* show " Faltenbildung " (: folding of the cerebellar nuclei according to HUBER and CROSBY), i.e. the cells of the nuclei are concentrated in certain complexes, which are all joined by cellular connections (see reconstruction in Photographs 1-6). This " Faltenbildung " is fixed genetically like the " Furchungsmuster " of the cerebellar cortex (Lobus I-X), eg. the passeriform " Faltentypus " (the folding of the cerebellar nuclei of all *Passeriformes*) is different from the psittaciform " Faltentypus ", etc.

5. In all birds the Nuclei cerebellares internus and intermedius or at least one of the two are in connection with the Formatio quadrangularis. These three cell areas overlap very broadly in all birds with simple spherical cerebellar nuclei and also in reptilies, whereas in birds with " Faltenbildung " there is only a small cellular bridge between the Nucleus cerebellaris internus and the Formatio quadrangularis. The conception of Neurobiotaxis according to ARIENS KAPPERS leads to the hypothesis, that the cerebellar nuclei, attracted by their afferent fibers from the cortex, have arisen from the Formatio quadrangularis. The two small unfolded Nuclei cerebellares laterales inferior and superior (according to CAJAL), which exist only in birds with folded cerebellar nuclei, are regarded as remnants of former cellular bridges between the Nucleus cerebellaris intermedius and the Formatio quadrangularis.

6. Parallel to this folding in the cerebellar nuclei there always develops a highly differenciated vestibular region. We could demonstrate that the giant cells of the bigeminus area have to be regarded as dorsally shifted cells of the Nucleus Deiters. In birds with folded cerebellar nuclei these bigeminal cells are concentrated in the Nuclei bigemini lateralis and medialis (Nuclei vestibulares dorso-laterales according to SANDERS). The Nuclei vestibulares dorsalis, medialis and lateralis, arising from the Formatio vestibularis descendens, and the Nucleus piriformis, originated from the Formatio quadrangularis, exist only in birds with folded cerebellar nuclei.

7. The question is discussed, how and why such a folding in the cerebellar nuclei (Faltenbildung), is connected with a better developed vestibular region in birds.

Résumé

1. Il existe de nombreuses différences de structure dans le nombre des nuclei du cervelet et dans la région vestibulaire entre les divers ordres d'Oiseaux. L'auteur tente d'établir des homologies entre les nuclei de ces régions.

2. Il compare la terminologie des travaux fondamentaux de Cajal 1908 et celle des auteurs plus récents tels que Bartels, Craigie et Sanders (tableau 1).

3. L'étude anatomique des fibres et de leurs relations topographiques montre chez tous les Oiseaux et aussi chez les Reptiles, l'existence des noyaux suivants: Dans le cervelet, un Nucleus cerebellaris internus et un Nucleus cerebellaris intermedius (souvent nommés Nuclei cerebellares medialis et lateralis dans la littérature). Dans la région vestibulaire se trouve une Formatio vestibularis descendens, caudalement par rapport à la racine du nerf vestibulaire, tandis que la Formatio quadrangularis est située rostralement et dorsalement par rapport à cette racine. Le noyau de Deiters est présent chez tous les Oiseaux, il est évidemment l'homologue du noyau de Deiters des Reptiles.

4. Les Nuclei cerebellares internus et intermedius chez la plupart des Oiseaux sont de simples noyaux ovales ou sphériques à cellules assez dispersées. Mais les noyaux cerebelleux des *Passeres*, *Psittaciformes*, *Pici*, *Meropidae*, *Trochilidae* et *Falconidae* présentent des plissements, « Faltenbildung », c'est-à-dire que les nuclei se concentrent en complexes reliés par des connexions cellulaires (cf. reconstruction, photographies 1 à 6). Ces formations sont fixées génétiquement comme le « Furchungsmuster » (dessin des plissements du cortex cerebelleux, Lobes I-X). On peut ainsi distinguer le type de plissement des noyaux chez les Passeriformes de celui chez les Psittaciformes, etc.

5. Chez tous les Oiseaux les Nuclei cerebelleux internus et intermedius ou tout au moins l'un des deux, sont en connexion avec la Formatio quadrangularis. Ces trois formations sont largement confondues chez les Oiseaux qui présentent de simples noyaux cerebelleux sphériques et chez les Reptiles, tandis que chez les Oiseaux qui présentent des plissements des noyaux il n'existe qu'un simple pont cellulaire entre le Nucleus cerebellaris internus et la Formatio quadrangularis. La conception de Neurobiotaxis selon Ariens Kappers conduit à l'hypothèse que les noyaux cerebelleux attirés par les fibres afférentes du Cortex sont issus de la Formatio quadrangularis. Les deux petits noyaux latéraux inférieur et supérieur (selon Cajal) qui n'existent que chez les Oiseaux à noyaux cerebelleux plissés sont

considérés comme des reliquats des ponts cellulaires reliant à l'origine le Nucleus cerebellaris intermedius et la Formatio quadrangularis.

6. Parallèlement à ce plissement des noyaux cerebelleux, la région vestibulaire présente une haute différenciation. L'auteur démontre que les cellules Bigeminus géantes doivent être considérées comme des cellules du noyau de Deiters déplacés dorsalement. Chez les Oiseaux à noyaux cerebelleux plissés ces cellules bigeminales sont concentrées dans les Nuclei bigemini lateralis et medialis (Nuclei vestibulaires dorsolatéraux selon SANDERS). Les Nuclei vestibulares dorsalis, medialis et lateralis, issus de la Formatio vestibularis descendens, et le Nucleus piriformis, provenant de la Formatio quadrangularis, n'existent que chez les Oiseaux à noyaux cerebelleux plissés.

7. L'auteur discute la question de savoir pourquoi et comment le plissement des noyaux cerebelleux s'est développé dans l'évolution des Oiseaux.

ABKÜRZUNGSLISTE FÜR FIG. 1—9

Ap. falc.	Appendix falciformis
b. T.	basaler Teil des Nucleus cerebellaris internus
Co. cochl. dors.	Commissura cochlearis dorsalis
Corp. rest.	Corpus restiforme
big. Zellen	Bigeminus-Zellen
FLM.	Fasciculus longitudinalis medialis
Form. quadr.	Formatio quadrangularis
Form. vest. desc.	Formatio vestibularis descendens
Lemn. lat.	Lemniscus lateralis
Nu. ang.	Nucleus angularis
Nu. big. lat.	Nucleus bigeminus lateralis
Nu. big. med.	Nucleus bigeminus medialis
Nu. c. int.	Nucleus cerebellaris internus
Nu. c. intm.	Nucleus cerebellaris intermedius
Nu. c. int. vent.	Nucleus cerebellaris internus ventralis
Nu. c. lat. inf.	Nucleus cerebellaris lateralis inferior
Nu. c. lat. sup.	Nucleus cerebellaris lateralis superior
Nu. corp. rest.	Nucleus corporis restiforme
Nu. Deit.	Nucleus Deiters
Nu. lam.	Nucleus laminarsi
Nu. mag.	Nucleus magnocellularis
Nu. m. N. V dors.	Nucleus motorius Nervi trigemini dorsalis
Nu. m. N. V vent.	Nucleus motorius Nervi trigemini ventralis
Nu. N. VI	Nucleus Nervi abducentis
Nu. N. VII dors.	Nucleus Nervi facialis dorsalis
Nu. N. VII vent.	Nucleus Nervi facialis ventralis
Nu. pirif.	Nucleus piriformis
Nu. sens. N. V	Nucleus sensibilis Nervi trigemini
Nu. tang.	Nucleus tangentialis
Nu. tri.	Nucleus triangularis
Nu. vest. cer.	Nucleus vestibulo-cerebellaris
Nu. vest. dors.	Nucleus vestibularis dorsalis
Nu. vest. lat.	Nucleus vestibularis lateralis
Nu. vest. med.	Nucleus vestibularis medialis
Ol. sup.	Oliva superior

Ped. cer. sup.	Pedunculus cerebellaris superior
Ped. oliv.	Pedunculus olivaris
Rad. N. vest.	Radix Nervi vestibularis
Rad. N. V	Radix Nervi trigemini
Rad. N. VI	Radix Nervi abducentis
Rad. N. VII	Radix Nervi facialis
Rad. V desc.	Radix Nervi trigemini descendens
Tang. Zellen	Tangentialis-Zellen
Tr. big. spin.	Tractus bigemino-spinalis
Tr. cer. bulb.	Tractus cerebello-bulbaris
Tr. D. big. spin.	Tractus Deitero et bigemino-spinalis
Tr. tec. bulb.	Tractus tecto-bulbaris
Tr. vest. cer.	Tractus vestibulo-cerebellaris.

ABKÜRZUNGSLISTE FÜR ABB. 1-6

A. f.	Appendix falciformis
b.	basaler Teil des Nucleus cerebellaris internus, bzw. dessen Verbindungsteil mit der Formatio quadrangularis
d.	dorsaler Teil des Nucleus cerebellaris internus
d. B.	dorsale Bucht im Nucleus cerebellaris internus
d. m.	dorso-medialer Teil des Nucleus cerebellaris intermedius
F. q.	Formatio quadrangularis, bzw. deren dorsalste Spitze
H.	Hilus im Nucleus cerebellaris internus
int. v.	Nucleus cerebellaris internus ventralis
l.	lateraler Teil des Nucleus cerebellaris internus
l. r.	latero-rostraler Teil des Nucleus cerebellaris internus
m.	medialer Teil des Nucleus cerebellaris internus
m. r.	medio-rostraler Teil des Nucleus cerebellaris internus
s.	spindelzelliger Teil des Nucleus cerebellaris internus
v. B.	ventrale Bucht im Nucleus cerebellaris intermedius
v. l.	ventro-lateraler Teil des Nucleus cerebellaris internus
v. m.	ventro-medialer Teil des Nucleus cerebellaris intermedius
Z.	Zwischenstück des Nucleus cerebellaris internus
↑ dors. ⊙ caud. → med.	Lagebezeichnung
⊙	symbolisiert einen senkrecht aus der Bildbene aufsteigenden Richtungspfeil.

LITERATUR

Ariens Kappers, C. U. 1947. *Anatomie comparée du système nerveux.* Masson, Paris.

— G. C. Huber and E. C. Crosby 1960. *The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man.* Hafner, New York.

Bartels, M. 1925. *Über die Gegend des Deiters- und Bechterewskernes bei Vögeln.* Z. Anat. Entw. ges. *77*: 726-784.

Beccari, N. 1943. *Neurologia comparata anatomo-funzionale dei vertebrati, compreso l'uomo.* Sansoni, Firenze.

Cajal: Siehe S. Ramon y Cajal.

Craigie, H. 1928. *Observations on the brain of the humming bird (Chrysolampis mosquitus Linn. and Chlorostilbon caribaeus Lawr.).* J. Comp. Neurol. *45*: 377-481.

DOTY, E. J. 1946. *The cerebellar nuclear gray in the sparrow (Passer domesticus).* J. Comp. Neurol. *84*: 17-30.

HOLMES, G. 1903. *On the comparative anatomy of the nervus acusticus.* Trans. Royal Irish Acad. *32*: 101-144.

HOREL, J. A. and D. G. GOODMAN 1964. *Cerebellar cortico-nuclear projections of the bird (Anas domestica).* Anat. Rec. *148*: 292.

LARSELL, O. 1948. *The development and subdivisions of the cerebellum of birds.* J. Comp. Neurol. *89*: 123-190.

RAMON Y CAJAL, S. 1908. *Los ganglios centrales del cerebelo de las aves.* Trab. lab. invest. biol. Univ. Madrid. *6*: 177-194.

— 1908. *Les ganglions terminaux du nerf acoustique des oiseaux.* Trab. lab. invest. biol. Univ. Madrid. *6*: 195-225.

SANDERS, E. B. 1929. *A consideration of certain bulbar, midbrain and cerebellar centers and fiber tracts in birds.* J. Comp. Neurol. *49*: 155-222.

SENGLAUB, K. 1963. *Das Kleinhirn der Vögel in Beziehung zu phylogenetischer Stellung, Lebensweise und Körpergrösse, nebst Beiträgen zum Domestikationsproblem.* Z. wiss. Zool. *169*: 1-63.

SENN, D. G. 1966. *Über das optische System im Gehirn squamater Reptilien.* Acta anat. Suppl. *52.*

SHIMAZONO, J. 1912. *Das Kleinhirn der Vögel.* Arch. mikr. Anat. *80*: 397-449.

SINN, R. 1913. *Beitrag zur Kenntnis der Medulla oblongata der Vögel.* Monatsschr. Psychiat. Neurol. *33*: 1-39.

STINGELIN, W. 1965. *Qualitative und quantitative Untersuchungen an Kerngebieten der Medulla oblongata bei Vögeln.* Bibl. Anat. *6*: 1-116.

WALLENBERG, A. 1964. *Über die Verbindungen des Nucleus angularis cochlearis der Vögel mit dem Nervus vestibularis und mit der Molecularschicht der Flocculusrinde.* J. Hirnforschung. *7*: 281-284.

WESTON, J. K. 1936. *The reptilian vestibular and cerebellar gray with fiber connections.* J. Comp. Neurol. *65*: 93-199.

WHITLOCK, D. G. 1952. *A neurohistological and neurophysiological study of afferent fiber tracts and receptive areas of the avian cerebellum.* J. Comp. Neurol. *97*: 567-635.

YAMAMOTO, S., K. OHKAWA and I. LEE 1957. *On the cerebellar nuclei of birds.* Arch. hist. jap. *13*: 129-139.